FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS — N° 374

THÈSE

POUR

LE DOCTORAT EN MÉDECINE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE LE 6 AOUT 1881

PAR

IBRAHIM CHAMIL

né à Alexandrie (Égypte).

RECHERCHES
ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES
SUR LES
CELLULES A CILS VIBRATILES

Examinateurs de la thèse :

Président : M. VULPIAN, *professeur.*
Juges : MM. PETER, *professeur.*
JOFFROY, *agrégé.*
RAYMOND, *agrégé.*

Le candidat répondra aux différentes questions qui lui seront faites sur les diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS
IMPRIMERIE ÉMILE MARTINET
HÔTEL MIGNON, RUE MIGNON, 2
1881

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

Doyen : M. VULPIAN.

Professeurs : MM.

Anatomie	SAPPEY.
Physiologie	BÉCLARD.
Physique médicale	GAVARRET.
Chimie organique et chimie minérale	WURTZ.
Histoire naturelle médicale	BAILLON.
Pathologie et thérapeutique générales	BOUCHARD.
Pathologie médicale	PETER. JACCOUD.
Pathologie chirurgicale	GUYON. DUPLAY.
Anatomie pathologique	CHARCOT.
Histologie	ROBIN.
Opérations et appareils	LE FORT.
Pharmacologie	REGNAULT.
Thérapeutique et matière médicale	HAYEM.
Hygiène	BOUCHARDAT.
Médecine légale	BROUARDEL.
Accouchements, maladies des femmes en couches et des enfants nouveau-nés	PAJOT.
Histoire de la médecine et de la chirurgie	LABOULBÈNE.
Pathologie comparée et expérimentale	VULPIAN.
Clinique médicale	G. SÉE. LASÈGUE. HARDY. POTAIN.
Maladies des enfants	PARROT.
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale	BALL.
Clinique chirurgicale	RICHET. GOSSELIN. VERNEUIL. TRÉLAT.
Clinique ophthalmologique	PANAS.
Clinique d'accouchements	DEPAUL.
Clinique des maladies syphilitiques	FOURNIER.

Doyen honoraire : M. WURTZ.

Professeurs honoraires : MM. BOUILLAUD, le baron J. CLOQUET, DUMAS.

Agrégés en exercice :

MM. BERGER.	MM. GAY.	MM. LEGROUX.	MM. REMY.
BOUILLY.	GRANCHER.	MARCHAND.	RENDU.
BOURGOIN.	HALLOPEAU.	MONOD.	RICHET (Ch.)
BUDIN.	HANRIOT.	OLLIVIER.	RICHELOT.
CADIAT.	HENNINGER.	PEYROT.	STRAUS.
CHARPENTIER.	HUMBERT.	PINARD.	TERRILLON.
DEBOVE.	JOFFROY.	POZZI.	TROISIER.
DIEULAFOY.	LANDOUZY.	RAYMOND.	
FARABEUF.	LANESSAN (DE).	RECLUS.	

Agrégés libres chargés de cours complémentaires.

Cours clinique des maladies de la peau	MM. N.
— des maladies des enfants	N.
— d'ophthalmologie	N.
— des maladies des voies urinaires	N.
— des maladies syphilitiques	N.
Chef des travaux anatomiques	FARABEUF.

M. PINET, *secrétaire.*

Par délibération du 9 décembre 1738, l'École a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ou improbation.

AVANT-PROPOS

Je me propose d'étudier, dans ce travail inaugural, les cellules à cils vibratiles au point de vue anatomique et physiologique; je m'occuperai principalement de leur structure et des modifications que présente le mouvement ciliaire sous l'influence des agents physiques et chimiques.

Mais, avant d'aborder ce sujet, qu'il me soit permis d'adresser mes remerciements bien sincères à M. le professeur Rouget qui a bien voulu me guider dans mon travail, écarter pour moi toutes les difficultés qu'il présentait, mettre à ma disposition tous les instruments et les objets d'étude qui m'étaient nécessaires; qu'il me soit permis aussi d'adresser mes remerciements à MM. Philipeaux et Gréhant, aides-naturalistes au Muséum, et à M. Assaky, préparateur du cours, qui ont bien voulu m'aider dans mes expériences.

RECHERCHES

ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

SUR LES

CELLULES A CILS VIBRATILES

HISTORIQUE

Le mouvement vibratile a été observé pour la première fois en 1677 par Jean Ham, de Leyde, dans la liqueur séminale de l'homme; et à la même époque, par Leuvenhœk, dans le sperme de beaucoup d'animaux.

Antoine de Heide (1683) observa les cellules à cils vibratiles sur les branchies et le manteau des mollusques.

C'est surtout à la fin du dernier siècle et au commencement de celui-ci que les cils vibratiles ont été observés chez presque tous les animaux et dans différents organes.

En 1835, Purkinje, Valentin et Sharpey ont donné quelques notions anatomiques et physiologiques sur les cellules à cils vibratiles.

Dujardin (1835) étudia le mouvement ciliaire au point de vue de son origine : il dit que le mouvement ciliaire n'est qu'une modification du mouvement sarcodique; et à cette époque il a supposé sans pouvoir le démontrer que les cils ne sont que les prolongements permanents de protoplasma.

M. Gosselin (1851) détermina la durée du mouvement ciliaire en particulier chez l'homme, il constata que le mouvement persiste très longtemps après la mort, surtout chez des individus morts subitement. Avant M. Gosselin, Schiff détermina la durée du mouvement chez les animaux inférieurs ; il a vu que le mouvement persista quinze jours après la mort chez la tortue, et plusieurs semaines chez des grenouilles mortes et conservées sous l'eau.

Virchow (1852) étudia l'action des alcalis sur le mouvement vibratile ; il constata que les solutions faibles de potasse, de soude et d'ammoniaque favorisent le mouvement, le raniment et le conservent assez longtemps après la mort.

En 1858, M. Calliburcès a étudié l'action de la température sur le mouvement ciliaire ; il a constaté que la vitesse et l'intensité du mouvement augmentent avec l'élévation de la température.

Eberth et Marchi (1866) donnèrent des notions anatomiques assez exactes, et ils démontrèrent d'une manière très évidente la continuation directe des cils avec le protoplasma cellulaire.

Kühne (1866) étudia l'action des différents gaz sur le mouvement ciliaire ; il constata que l'oxygène accélère considérablement le mouvement, et l'acide carbonique l'arrête, ainsi que l'azote, l'hydrogène, etc.

L'action de l'électricité sur le mouvement ciliaire a été étudiée en 1868 par Onimus et Legros ; ces deux observateurs ont constaté que les courants continus accélèrent le mouvement, au contraire que les courants induits l'arrêtent.

Kistiakowsky, Engelmann (1868) ; ont trouvé que les courants induits accélèrent considérablement les mouvements des cils, surtout quand ils sont déjà un peu épuisés.

Engelmann (1871) fit construire deux appareils pour mesurer l'intensité du mouvement ciliaire, sous l'influence des différents agents, soit chimiques (gaz anesthésiques), soit physiques (chaleur, électricité) ; il a trouvé que l'oxygène accélère le mouvement, l'acide carbonique l'arrête ; pour les anesthésiques, il a constaté qu'au commencement, il y a accélération, puis ralentissement, et enfin arrêt complet du mouvement. Pour la chaleur, il a constaté, comme Calliburcès, que le mouvement s'accélère avec l'élévation de la température ; de plus, il a déterminé les limites entre lesquelles le mouvement ciliaire peut avoir lieu ; il a donné comme limite supérieure 45 degrés centigrades, et comme limite inférieure de 6 à 8 degrés au-dessous de zéro.

Vymann (1872) détermina le travail mécanique des cils ; il a trouvé que les cils peuvent déplacer des poids considérables; 336 grammes ont été déplacés par 1 centimètre carré de la membrane ciliée, et 48 grammes par 13 millimètres carrés.

Bowditch (1876) étudia aussi le travail mécanique des cils ; il est arrivé après plusieurs expériences à conclure que chaque cellule vibratile peut produire en une minute un travail suffisant pour élever son poids à 4 mètres de hauteur.

Eimer (1877) étudia les cellules vibratiles au point de vue de leur structure ; il observa chez la moule, chez l'anodonte et l'axolotl les prolongements intracellulaires des cils qu'il a pu suivre dans quelques cas au delà du noyau.

Engelmann (1877) prétend n'avoir jamais observé les prolongations des cils, mais il a donné beaucoup plus de détails sur plusieurs points anatomiques et physiologiques; il a étudié de nouveau l'action de la température, de l'électricité, des gaz, des anesthésiques, etc., et pour ces agents, il a constaté tout ce qu'il avait constaté en 1872 ; de plus il a étudié l'ac-

tion de l'oxygène comprimé sur les mouvements vibratiles ; il a constaté que les mouvements s'arrêtent sous la pression de dix atmosphères d'oxygène pur.

Cadiat (1878) constata que les courants induits faibles n'ont pas d'action sur le mouvement vibratile, et que les courants forts l'arrêtent.

M. Rouget (1880) observa la continuation des cils avec le protoplasma, et fit remarquer que c'est surtout avec la couche externe que les cils se continuent ; de plus, il a constaté le premier les prolongations des cils chez le cochon d'Inde, le lapin, etc.

Ranvier, en 1880 comme en 1875, nie complètement la continuation des cils avec le protoplasma.

Engelmann (1880), en reprenant ses travaux sur la structure des cellules vibratiles, constata d'une manière très évidente la continuation des cils avec les filaments granuleux signalés par M. Rouget dans la couche externe du protoplasma ; il leur donna le nom de prolongements radiculaires.

ANATOMIE

CELLULES A CILS VIBRATILES.

On désigne par cellules à cils vibratiles des cellules de différentes formes; mais elles sont généralement cylindriques ou cylindro-coniques chez les animaux supérieurs, polyédriques ou sphériques chez les animaux inférieurs.

La surface libre de ces cellules est couverte par des prolongements filiformes ou en forme de cheveux: *cils vibratiles*.

Les cellules à cils vibratiles sont très répandues dans le règne animal; elles se trouvent chez tous les animaux, excepté chez les arthropodes (Frey); cependant d'après Dujardin, elles existent dans les trachées de quelques insectes.

Les cils vibratiles comme organe du mouvement paraissent chez les protozoaires et les infusoires, et de très bonne heure chez les embryons des acalèphes, des éponges, des hydractinies, qui en sont couverts; les embryons des distomes, des mollusques, des amphibies, etc., sont aussi couverts de cils.

La surface tégumentaire des planaires et des infusoires est entièrement ou partiellement couverte par des cils vibratiles épars ou disposés en lignes régulières.

Chez quelques infusoires les cils sont moins nombreux; mais en revanche, ils deviennent très volumineux, comme on l'observe chez le *Stylonychia*, l'*Aspidisca lynceus* et l'*Oxytrica crassa*.

Les corps des autres animaux inférieurs, s'ils ne sont pas ainsi totalement ciliés, ont au moins quelques parties, quelques organes pourvus de ces appendices microscopiques; ainsi les franges qui accompagnent les ovaires des méduses, les festons élégants qui bordent les bras chez les pélagies, montrent bien le mouvement vibratile.

L'intérieur des tentacules des alcyonaires et de plusieurs autres zoanthères ; l'extérieur de tous les polypes bryozoaires, la membrane qui tapisse les épines de la tête des oursins, le manteau, l'intestin et les branchies des mollusques univalves et bivalves, les sacs pulmonaires chez les pulmonés, les canaux aquifères des synaptes, des trématodes, des turbellariés, des annelés et des rotateurs, sont munis de cils vibratiles (Dujardin, Leydig).

Chez l'homme et chez les vertébrés supérieurs, les cellules à cils vibratiles se rencontrent dans l'appareil respiratoire, à partir de la base de l'épiglotte jusqu'aux plus petites divisions bronchiques, excepté sur les cordes vocales inférieures Elles forment une couche qui diminue d'épaisseur au fur et à mesure qu'on se rapproche des petites bronches.

Toute l'étendue des fosses nasales est couverte par des cellules vibratiles, excepté la partie strictement olfactive. (Frey). Cependant, sur un supplicié, Leydig, Gegenbaür et Müller ont trouvé un épithélium vibratile sur la région olfactive. Ecker, Luschka et Henle sont arrivés à des résultats analogues. Max Schultze trouva qu'il existe chez l'homme de larges places d'épithélium vibratile, et que la plus grande étendue de la région olfactive présente des cils ; il

n'est pas éloigné d'admettre que la chute des cils est due à des inflammations antérieures si fréquentes dans les fosses nasales.

Les sinus frontaux, sphénoïdaux, maxillaires, le canal nasal, le sac lacrymal, la trompe d'Eustache et la caisse du tympan, sont tapissés par des cellules à cils vibratiles.

Dans les organes mâles de l'homme et des animaux, en dehors des cellules vibratiles qui tapissent les vaisseaux afférents, les cônes seminifères, l'épidydime, et les conduits sécréteurs de la prostate, on observe un autre élément qui peut s'en rapprocher avec raison. Ce sont les spermatozoïdes, constitués par une sorte de noyau de cellule leur servant de corps ou de tête, et terminés par un prolongement ayant toutes les apparences d'un cil vibratile, qui s'agite avec activité, et au moyen duquel ces éléments se meuvent rapidement dans la liqueur séminale.

Dans les organes femelles, les trompes de Fallope, à partir des franges jusqu'à l'utérus, la surface interne de la matrice, excepté le quart inférieur du col, sont tapissées par des cellules à cils vibratiles, qui jouent un très grand rôle dans la fécondation.

Chez l'embryon et le nouveau-né les cavités du cerveau et de la moelle sont tapissées par une couche de cellules vibratiles, qui ne persistent qu'en certains endroits chez l'adulte dans les ventricules latéraux, l'aqueduc de Sylvius, la partie postérieure du quatrième ventricule et le canal de l'épendyme (Frey).

On observe aussi chez l'embryon entre le quatrième et le septième mois, des cellules à cils vibratiles, sur quelques points de la cavité buccale, dans l'œsophage et dans l'estomac (Engelmann).

Nous venons de voir que les cellules à cils vibratiles sont

très répandues chez l'homme et chez les animaux supérieurs; mais elles le sont encore plus chez les vertébrés inférieurs.

Outre les organes qu'elles tapissent chez les premiers, et dans lesquels on les trouve chez les seconds, elles se rencontrent chez les vertébrés inférieurs dans le canal digestif, dans la bouche et l'œsophage (grenouille, salamandre, etc.), dans l'estomac et l'intestin (amphioxus, petromyzon) (Leydig).

Les canalicules rénaux des reptiles et des poissons sont tapissés par des cellules à cils vibratiles (Leydig). D'après cet observateur, chaque cellule ne porte qu'un seul cil; on rencontre aussi les cils vibratiles dans la vessie natatoire des poissons.

Dans le règne végétal les cils vibratiles ne s'observent que dans la classe des cryptogames. Les anthérozoïdes ou corpuscules reproducteurs des algues et des champignons sont munis de cils vibratiles. Les spermaties des characées, des mousses et des cryptogames vasculaires le sont aussi.

Les cils vibratiles se rencontrent quelquefois dans des productions pathologiques; Ranvier les a observés dans trois kystes, l'un était développé dans la cavité abdominale, les deux autres occupaient le périnée. Demoulin les a observés aussi sur des kystes développés dans la région du cou.

STRUCTURE DES CELLULES A CILS VIBRATILES.

Pour bien étudier la structure des cellules à cils vibratiles, il faut employer des réactifs qui les fixent dans leur forme naturelle, dans leur contour et en même temps qui les dissocient.

Les réactifs employés sont l'alcool au tiers, le sérum iodé

et le liquide de Müller; ces réactifs donnent de très bons résultats.

L'acide chromique, le bichromate de potasse et d'ammoniaque, l'acide borique saturé à froid ou cette solution mélangée de son cinquième d'eau distillée, l'acide salicylique en solution saturée aussi à froid, pur ou mélangé de son tiers d'alcool à 36 degrés, donnent aussi de très bons résultats.

J'ai employé l'eau régale au dixième avec beaucoup de succès, seulement la préparation traitée par ce réactif ne se conserve pas longtemps.

L'acide osmique, à 1 1[2 ou 2 pour 100, donne des préparations instantanées; voilà comment on procède pour faire ces préparations. On prend un tout petit fragment de branchie de moule commune par exemple, on le met dans un verre de montre et on verse par-dessus deux ou trois gouttes d'acide osmique, qu'on laisse agir à peu près trois ou quatre minutes; quand la surface de ce petit fragment commence à noircir, on enlève de l'acide la préparation, et on la plonge dans l'eau pendant quelques minutes; après huit minutes, dix au plus, les cellules sont bien fixées dans leur forme et se dissocient très facilement.

Il suffit maintenant, pour faire des préparations très instructives, de faire macérer pendant un temps plus ou moins long, suivant le réactif employé, un petit fragment de la trachée du chien, du cochon d'Inde, ou de l'œsophage de la grenouille, ou enfin des lamelles branchiales de moule commune ou d'eau douce (anodonte); au bout de ce temps, on racle très légèrement la surface du fragment avec la pointe d'un scalpel; le produit du raclage est placé sur une lame de verre porte-objet, et agité avec une aiguille dans une goutte de matière colorante quelconque, de picro-carminate d'ammoniaque ou de bleu d'aniline, par exemple; la

préparation est couverte par une lamelle et lutée à la paraffine.

La préparation que nous venons de faire, examinée avec un faible grossissement, ne donne pas de détails sur la structure des cellules; mais il n'en est pas de même lors de l'examen avec un fort grossissement de 700 à 1000 diamètres; c'est avec ce fort grossissement qu'on peut bien étudier la structure des cellules.

On distingue plusieurs parties dans la cellule, qui sont le protoplasma ou corps cellulaire, le noyau, le plateau et les cils.

Corps cellulaire. — La cellule, qui est généralement cylindrique, présente à considérer une base, un sommet et le corps proprement dit. La base est large, couverte par le plateau, surmontée par les cils; elle regarde toujours l'intérieur de la cavité que les cellules tapissent. Le sommet, effilé, simple ou bifide, est le point par lequel la cellule s'implante sur les tissus sous-jacents. Rien ne démontre que ces prolongements, comme l'ont supposé quelques auteurs allemands, fassent communiquer les cellules avec les corpuscules du tissu conjonctif (Letzrich) ou qu'ils puissent se continuer avec les filets nerveux (Langerhans). Le corps proprement dit est formé par du protoplasma homogène ou finement granuleux, très réfringent; on y observe quelquefois des granulations graisseuses; il se colore en jaune par le picro-carminate d'ammoniaque, et très légèrement en bleu par le bleu d'aniline.

La cellule vibratile n'a pas de membrane d'enveloppe, elle est tout simplement limitée par une couche de protoplasma modifié. Cette couche externe du protoplasma présente une structure très compliquée que nous décrirons tout à l'heure, mais disons tout de suite qu'elle présente des filaments gra-

nuleux parallèles qui traversent la cellule de la base au sommet. Ces filaments, suivant quelques physiologistes, jouent un très grand rôle dans la contractilité de la cellule.

Les cellules vibratiles ont, en moyenne, de 22 à 60 millièmes de millimètre de long et de 6 à 12 millièmes de millimètre de large.

Noyau. — Chaque cellule renferme un noyau arrondi ou ovalaire situé vers le tiers inférieur de la cellule; son grand diamètre correspond à l'axe de la cellule; il renferme un nucléole, quelquefois plusieurs, de deux à quinze; cette particularité est due à un défaut de segmentation de la substance intercellulaire dans l'intervalle d'un certain nombre de noyaux, qui se trouvent ainsi englobés dans une seule cellule (Robin); le noyau se colore très fortement en rouge par le picro-carminate d'ammoniaque, et en bleu par le bleu d'aniline, l'hématoxyline, etc.

Le plateau. — Le plateau est formé par une espèce de membrane à double contour de substance amorphe sécrétée par les cellules; il limite la surface libre des cellules; il présente des trous par lesquels passent les cils pour se mettre en rapport avec le protoplasma; pour quelques auteurs, le plateau est formé par des bâtonnets régulièrement disposés, et réunis entre eux par une substance amorphe (Engelmann, Eimer). Je ferai remarquer que ces bâtonnets ne sont autre chose que les bases renflées des cils.

Le plateau vu de profil se présente sous l'aspect d'une série de grains clairs et obscurs alternativement disposés. Vu par la surface basilaire, il se présente sous l'aspect d'une très jolie mosaïque formée par la coupe optique des cils (Voy. fig. 29, pl. I).

Le plateau se colore en bleu par le bleu d'aniline et en rouge par le carmin, etc.

Sous l'action de quelques réactifs, comme les solutions faibles des acides (acide chromique, borique, salicylique, etc.), le plateau se dissout, et alors on observe la continuation immédiate des cils avec le protoplasma (Rouget). La même chose s'observe à l'état pathologique (coryza, bronchite catarrhale, etc.).

Cils. — Les cils sont des prolongements très fins, en forme de poils; ils sont cylindriques et pointus chez les invertébrés, coniques, et un peu aplatis et mousses chez l'homme et chez les autres vertébrés; leur base est un peu renflée. Chez quelques animaux inférieurs, comme nous l'avons déjà dit, on observe de gros cils qui se laissent dissocier sous l'action des réactifs ou sous la pression en plusieurs cils élémentaires (Engelmann, Eckert).

L'axe des cils est oblique par rapport à l'axe de la cellule quand ils sont vivants, il lui devient parallèle après la mort. Les cils se colorent très légèrement en jaune par le picro-carminate, et en bleu par le bleu d'aniline; ceci revient à dire que les cils présentent les mêmes caractères microchimiques que le protoplasma cellulaire; mais cependant, dit Ranvier, ils se distinguent de ce dernier, même après la mort et après l'action des réactifs, par un état particulier et une homogénéité qui leur donne un aspect analogue à celui qu'offre la substance musculaire des fibres lisses.

Mais ce dernier caractère, c'est-à-dire, l'homogénéité disparaît sous l'action des réactifs, des acides étendus, de l'acide chromique, par exemple, et les cils deviennent granuleux, et ils présentent le même aspect que le protoplasma; il en résulte qu'il n'y a pas la moindre différence entre les cils et le protoplasma (Rouget). (Voy. pl. I et II.)

Les cils vibratiles possèdent la double réfraction, l'axe optique coïncide toujours avec la direction longitudinale.

Le nombre des cils est très différent; on en trouve sur chaque cellule de 10 à 30 (Frey), de 1 à 10 (Robin), de 10 à 20 (Engelmann); pour Cl. Bernard, aucune cellule ne porte plus de 8 cils; sur des larges cellules d'anodonte, j'ai trouvé de 30 à 40 cils.

La longueur des cils est aussi très différente sur les diverses cellules, et aussi sur la même cellule; en général, ils sont très longs chez les invertébrés; ils mesurent en moyenne de 6 à 25 millièmes de millimètre de long (Robin), de 2 à 22 millièmes de millimètre de long (Frey), et un demi-millième de millimètre de large.

Maintenant nous pouvons nous demander si, oui ou non, les cils se continuent avec le protoplasma, ou, en d'autres termes, s'ils sont ses prolongements extérieurs.

Sur ce sujet, les histologistes ne sont pas d'accord.

Depuis longtemps cette question était posée. Dujardin, Purkinje et Valentin ont supposé l'existence de la continuation des cils avec le protoplasma, mais ils n'ont pas pu la démontrer.

Eberth et Marchi ont démontré d'une manière très nette, sur les cellules des branchies de l'anodonte et de la moule, que les cils se continuent inférieurement avec des filaments plus fins qu'eux, qui traversent le protoplasma cellulaire, surtout la couche externe, et vont jusqu'au noyau.

Eimer, qui a porté dans ses observations plus de rigueur et de précision, a pu à son tour se convaincre de la manière la plus évidente de cette continuité. Voici comment s'exprime cet auteur :

« J'ai observé sur les cellules à cils vibratiles des branchies de l'axolotl, de l'anodonte, de la muqueuse du palais de la grenouille et de la salamandre, que le plateau des cellules en question est formé par de petits bâtonnets plongés dans

une matière amorphe, et terminés chacun par un cil ; chaque bâtonnet se continue inférieurement par un filament plus fin que le cil, plongeant dans l'intérieur de la cellule. Ces faits sont assez nets sur les cellules à cils vibratiles de l'anodonte. Enfin j'ai pu suivre ces prolongements jusqu'au noyau, et, dans certains cas, au delà; ils sont courts dans les cellules ciliées de la moule marine, mais dans l'anodonte et l'axolotl, ils sont longs et nets. » (Voy. pl. II, fig. 12, 13, 14, empruntées à l'auteur.)

M. Rouget a observé sur les cellules à cils vibratiles de la moule que les cils, devenus granuleux après l'action des solutions acides, comme nous l'avons déjà dit, se continuent inférieurement avec des filaments granuleux ou variqueux qui traversent le protoplasma, surtout sa couche externe, et qu'il a pu suivre au delà du noyau, jusqu'à l'autre extrémité de la cellule.

Dans quelques cas très rares, le même observateur a trouvé sur des cellules qui ont perdu leur plateau et en même temps leurs cils, que le protoplasma était divisé en plusieurs filaments granuleux qui ressemblent au plus haut degré aux cils eux-mêmes; ces filaments ne sont autre chose que les prolongements des cils. (Voy. pl. II, fig. 18, 19, 20.)

M. Rouget (1) a observé pour la première fois les prolongements intracellulaires des cils chez les mammifères (cochon d'Inde, lapin, etc.).

Les résultats de mes observations chez l'homme, le veau, le mouton, le chien, le lapin, le cochon d'Inde, le coq, etc., ne font que confirmer les résultats obtenus par M. Rouget. (Voy. pl. II, fig. 12, 21, 22, 23, 24, 25, 26 et 27.)

(1) *Cours de physiologie générale*. Les mouvements chez les êtres vivants. (Leçon du 20 mai 1880).

Engelmann avait complètement nié la continuation des cils avec le protoplasma, dans son travail de 1879 sur le mouvement ciliaire; dans ce travail, il disait que l'observation de ces prolongements est une erreur pardonnable, d'autant plus pardonnable qu'elle est fondée sur des illusions d'optique; il vient de constater cette continuité de la manière la plus évidente dans un autre travail publié en décembre 1880, qui contient des figures très exactes (pl. I, fig. 1 à 11).

La continuation des cils avec le protoplasma est complètement niée par M. Ranvier. « Il m'a été impossible, dit-il, sur tous les animaux dont j'ai examiné les cellules vibratiles, avec les plus forts grossissements que je possède, d'observer cette prétendue continuation. Seulement, chez le cochon d'Inde, j'ai observé que le plateau est formé par une série de grains clairs et obscurs, et c'est avec les grains clairs que se continuent les cils, mais ils ne dépassent pas la limite inférieure du plateau.

Je ferai remarquer, contrairement à l'observation de M. Ranvier, que les cils ne se continuent pas avec les grains clairs, mais bien avec les grains obscurs, qui ne sont autre chose que leur base renflée, comme nous l'avons déjà dit.

Les altérations pathologiques que subissent les cellules dans le coryza et dans la bronchite catarrhale plaident bien en faveur de la continuation des cils avec le protoplasma; on sait très bien que parmi ces altérations on constate la dissolution du plateau; alors, si les cils sont implantés tout simplement sur le plateau, ils seraient tombés, et l'observation nous démontre précisément le contraire; les cils conservent très bien leurs rapports avec le corps cellulaire, même sur des cellules profondément altérées.

D'après tout ce que nous venons de dire, on voit que

la continuation des cils avec les filaments de protoplasma est incontestable.

CELLULES CALICIFORMES ET LEURS RAPPORTS AVEC LES CELLULES VIBRATILES.

Dans les préparations qui nous ont servi à étudier les cellules vibratiles, on trouve çà et là un autre élément d'une forme spéciale auquel on a donné le nom de cellules caliciformes ou cellules à mucus. Elles ont généralement une forme globuleuse; on peut les comparer à une bouteille renversée, ou à un verre à boire à large ventre (Frey). La base de la cellule présente une ouverture assez large qui conduit dans une cavité pleine de mucus granuleux sur des cellules fraîches, transparent et vitreux après l'action des réactifs.

Le protoplasma granuleux offre la même structure que celui des cellules vibratiles. Le noyau, généralement petit, occupe le tiers inférieur de la cellule; le sommet effilé de la cellule est le point par lequel la cellule s'implante sur les tissus sous-jacents.

Pour étudier les rapports des cellules caliciformes avec les cellules vibratiles, on pratique sur l'œsophage de la grenouille, après l'action alternative de l'alcool, de la gomme, et enfin de l'alcool, perpendiculairement à la surface de la membrane, des coupes très minces. Sur ces coupes on observe que les cellules caliciformes occupent les intervalles des cellules à cils vibratiles, et que les cellules vibratiles s'incurvent pour entourer les caliciformes. (Voy. pl. II. fig. 21.)

Cette incurvation s'exagère surtout à l'état pathologique, par l'accumulation d'une grande quantité de mucus dans l'intérieur des cellules caliciformes.

Pour étudier leurs rapports en surface, on prend un œsophage de grenouille, on le fend suivant son axe longitudinal, on le lave à l'eau distillée et on l'immerge ensuite dans une solution de nitrate d'argent à 1 pour 300 pendant quelques instants, et enfin on le remet dans l'eau distillée ; au bout de quelques heures, quatre ou cinq au plus, l'épithélium se détache en larges lambeaux qu'on prend avec un pinceau ou avec une pince pour en faire une préparation.

Si on examine cette préparation qu'on vient de faire avec un fort grossissement, on observe que les cellules vibratiles sont polygonales ; leurs bases forment des hexagones séparés par des lignes noires ; ces lignes, d'après Ranvier, sont formées par le ciment intercellulaire teinté par l'argent ; mais pour M. Rouget, comme les cellules épithéliales sont en contact immédiat, sans l'interposition d'une substance unissante, ces lignes proviennent tout simplement de la séparation des cellules sous l'action de l'argent qui détermine leur rétraction.

Au niveau des cellules caliciformes, les bords de ces hexagones s'incurvent et s'unissent pour circonscrire les orifices béants des cellules caliciformes. Ces orifices sont distribués régulièrement ou irrégulièrement sur la surface de la membrane.

Les cellules à cils vibratiles se régénèrent avec une très grande facilité; ce fait peut être observé sur la trachée des animaux; pour cela, on racle la muqueuse avec soin, de manière à enlever toutes les cellules vibratiles, et quelque temps après, on constate que les cils ont reparu en aussi grande abondance qu'auparavant (Cl. Bernard).

Le mode de régénération des cellules est probablement le suivant : les cellules les plus profondes se multiplient par voie de scission, sans doute, et celles d'entre elles qui sont

devenues superficielles se garnissent de cils et remplacent celles qui ont disparu (Kölliker). Peut-être, dans quelques circonstances, les longs cylindres vibratiles se divisent-ils aussi transversalement, et, après l'élimination du segment vibratile, se reproduit-il une nouvelle extrémité garnie de cils? Ce qui fait penser qu'il peut en être ainsi, c'est que Valentin et Biemer ont observé, dans les organes respiratoires, des cellules vibratiles avec deux ou trois noyaux superposés.

PHYSIOLOGIE

MOUVEMENT CILIAIRE

Le mouvement ciliaire ou vibratile est un mouvement involontaire, régulier, continu et automatique des cils vibratiles qui garnissent, comme nous l'avons déjà dit, la surface libre des cellules.

Le mouvement vibratile, connu depuis longtemps, a été étudié par Purkinje et Valentin, et tout récemment par Engelmann, Ranvier et Rouget.

Les mouvements des cils sur des préparations fraîches se font avec une telle rapidité, qu'il est impossible de distinguer les cils, et on n'aperçoit qu'une sorte de zone claire sur le bord de la surface vibratile; ces mouvements ne tardent pas à se ralentir, et alors il est possible de suivre et d'analyser plus exactement le phénomène.

Tous les cils accomplissent régulièrement des mouvements oscillatoires, périodiques et rhythmiques dans des plans qui, en général, sont perpendiculaires à la surface des cellules.

La direction du mouvement des cils voisins est parallèle à l'axe longitudinal de la surface ciliée (conduit aérien, oviducte, etc.); rarement elle est perpendiculaire à cet axe longitudinal.

Tous les cils vibratiles de la même surface ciliée se meuvent

dans la même direction et se fortifient ainsi dans leurs actions mécaniques.

Une intéressante exception à la dernière règle a été observée par Purkinje et Valentin. Ils virent de temps en temps, dans les branchies des moules, une série de cils changer brusquement la direction de leur mouvement pendant un certain temps, puis revenir à leur direction primitive.

Engelmann a observé le même phénomène plusieurs fois sur les moules, mais jamais sur les épithéliums vibratiles des vertébrés. Pour ma part, je n'ai jamais observé cette anomalie dans la direction du mouvement.

A côté de ces cellules fixes qui exécutent des mouvements réguliers et qui font progresser, dans un sens toujours le même, les liquides et les particules solides déposées à leur surface, on en trouve d'autres qui sont devenues libres sous l'action des aiguilles à dissocier et qui se meuvent au milieu du liquide qui les baigne à la manière des infusoires.

On considère, dans le mouvement ciliaire, sa forme, sa direction, sa durée, son effet utile ou travail mécanique, ses causes et ses fonctions.

I. — Forme.

Les formes du mouvement ciliaire sont au nombre de quatre :

1° *Mouvement oscillatoire.* — Cette forme est celle que l'on observe le plus souvent, surtout quand les cils sont très actifs; et, selon toute probabilité, les autres formes ne sont qu'une modification de celle-ci.

Quelques auteurs prétendent que, dans cette forme du mouvement, les cils décrivent une oscillation complète à la

manière d'un pendule, c'est-à-dire un mouvement de va-et-vient isochrone et d'égale intensité ; d'autres, au contraire, disent que les cils ne font que s'abaisser et s'élever, c'est-à-dire, qu'ils se fléchissent et s'étendent alternativement.

La première opinion est complètement démentie par l'observation. En effet, l'observation nous démontre que les poussières déposées sur les surfaces ciliées se déplacent dans un sens constant toujours le même ; déplacement qui n'aurait pas lieu si le mouvement était pendulaire, puisque les mouvements de va-et-vient d'un pendule doivent accomplir des effets égaux et inverses. Quant à la seconde opinion, qui est la plus généralement admise, voici en quoi elle consiste : nous avons déjà dit que l'axe des cils dans les cellules vivantes ne correspond pas à l'axe du corps cellulaire; il lui est oblique et forme avec lui un angle aigu dont l'ouverture est dirigée vers le côté de l'inclinaison des cils ; quand les cils sont en activité, ils se courbent en leur milieu comme un homme qui s'arc-boute contre un corps pesant pour le pousser, puis par leur élasticité propre les cils reviennent à leur position primitive.

On peut distinguer pour les cils en mouvement deux périodes, une période d'activité dans laquelle les cils s'abaissent par une contraction moléculaire qui leur est communiquée par le protoplasma cellulaire, ou, ce qui revient au même, par leur prolongement radiculaire ; la seconde période est tout à fait passive et les cils reviennent à leur position de repos tout simplement par élasticité.

2° *Mouvement ondulatoire.* — Les cils décrivent dans cette forme du mouvement des sinuosités à la manière d'un fouet agité, comme on l'observe chez les spermatozoïdes et les flagellés.

3° *Mouvement en crochet.* — Dans cette forme, l'extrémité

libre des cils s'infléchit comme un doigt dont les deux dernières phalanges se fléchissent et s'étendent sur la première qui est maintenue en extension forcée. Cette flexion s'observe d'une manière très nette quand le mouvement est ralenti par le passage d'un courant de vapeur de chloroforme ou d'acide carbonique autour de la préparation.

4° *Mouvement conique ou infundibuliforme.* — Dans cette forme, la base du cil tourne autour d'un centre et décrit la surface externe d'un cône dont la base est circonscrite par l'extrémité libre du cil; on observe cette forme surtout à l'entrée des cavités ciliées.

II. — Direction.

La direction du mouvement ciliaire est constante, c'est-à-dire qu'il se fait dans un sens toujours le même. Sur une surface ciliée, le mouvement des cils ne se fait pas simultanément comme le croient quelques auteurs, mais bien au contraire, il se fait successivement, et une rangée de cils n'entre en mouvement que quand la précédente rangée commence à se redresser ; elle ne se redresse elle-même que quand la suivante commence à s'abaisser.

Les alternatives d'abaissement et d'élévation des cils donnent aux surfaces ciliées un aspect ondulatoire qui a été comparé par tous les auteurs à un champ de blé dont les épis se couchent sous les efforts du vent, ou bien encore aux ondulations d'une rivière éclairée par le soleil (Frey).

Cette constance dans la direction du mouvement a une très grande importance pour l'accomplissement de fonctions très importantes, surtout chez les animaux inférieurs, comme nous le verrons bientôt.

III. — Durée.

Le mouvement ciliaire persiste très longtemps après la mort. Mais, en général, il persiste beaucoup moins chez les animaux à sang chaud que chez les animaux à sang froid, moins aussi chez les animaux morts de maladie que chez d'autres morts subitement. Deux intéressantes observations de M. Gosselin montrent bien la durée du mouvement ciliaire chez l'homme. M. Gosselin annonçait à la Société de biologie qu'il avait constaté de l'épithélium vibratile avec les mouvements des cils sur la muqueuse des fosses nasales, sur toute l'étendue de celle qui tapisse les sinus maxillaires, frontaux et sphénoïdaux. Ces observations ont été faites sur un supplicié qui a été transporté à l'École pratique, le 15 mai, huit heures après la mort.

A ce propos, M. Gosselin demandait à ceux des membres de la Société qui s'occupent le plus d'anatomie microscopique s'ils ont déterminé ou si les auteurs allemands ont déterminé jusqu'à quelle époque après la mort le mouvement ciliaire pouvait être constaté sur le cadavre. Cette détermination a été faite chez les animaux, particulièrement chez les animaux inférieurs, par MM. Purkinje, Valentin et Muller. Mais a-t-on cherché à la faire chez l'homme? Voici, à cet égard, ce que M. Gosselin a constaté sur ce supplicié : huit heures après la mort, les mouvements ciliaires étaient extrêmement marqués sur la muqueuse des fosses nasales et de tous les sinus, ainsi que sur celle de la trachée-artère.

Trente-deux heures après la mort, ces mouvements étaient affaiblis, mais ils se voyaient encore bien évidemment sur la muqueuse des cavités nasales et sur celle des sinus; ils

étaient beaucoup plus prononcés sur celle de la trachée-artère.

Cinquante-six heures après la mort, il n'y avait plus aucun mouvement vibratile dans les fosses nasales et dans les sinus. Il est vrai que les pièces, après avoir été soumises à plusieurs coupes, étaient restées exposées à l'air. La température avait été de 8 à 12 degrés au-dessus de zéro. Mais, à cette même époque, les vibrations étaient encore très prononcées et très fortes dans la muqueuse de la trachée-artère, à sa partie supérieure (17 mai).

Depuis le moment où cette communication a été faite, M. Gosselin a examiné, jour par jour, la muqueuse de la trachée-artère et des bronches; il a reconnu l'existence du mouvement ciliaire beaucoup plus faible que les premiers jours, mais encore bien prononcé jusqu'au jeudi 24. Ainsi, ce mouvement existait encore cent soixante-huit heures après la mort; le vendredi 25, la putréfaction était assez avancée : on ne trouvait plus ni les cellules, ni les cils, ni leurs mouvements, et l'on ne constatait plus dans le champ du microscope que le mouvement moléculaire appelé mouvement rotatoire de Brown.

Sur un autre supplicié, âgé de vingt ans, qui a été apporté dans l'amphithéâtre le mercredi 13 juin, c'est-à-dire un mois après le précédent, M. Gosselin a examiné de nouveau les mouvements des cils vibratiles de la muqueuse des fosses nasales, des sinus, de la trachée-artère et des bronches. Il a constaté pendant les vingt-quatre premières heures que ces mouvements étaient extrêmement rapides et se transmettaient en plusieurs points des cils à la cellule elle-même. Le lendemain, ils étaient encore très apparents, quoiqu'ils eussent perdu de leur intensité.

Le vendredi 20, à deux heures, c'est-à-dire cinquante-

six heures après la mort, la muqueuse du larynx était putréfiée et ne permettait plus de reconnaître les cellules ni les cils. Celle des sinus et de la trachée qui n'était pas aussi immédiatement exposée à l'air était moins putréfiée et présentait encore le mouvement ciliaire, mais il était affaibli et ne se trouvait plus sur toutes les cellules comme le premier jour. Le samedi, à deux heures, c'est-à-dire soixante dix-huit heures après la mort, le mouvement des cils était encore assez prononcé dans les endroits où les cellules avaient conservé leur forme et leur apparence naturelle, quoique un bon nombre de ces cellules fût dépourvu de cils. Dans d'autres endroits où la putréfaction était commencée, on ne trouvait que le mouvement brownien.

Enfin, le dimanche 22, c'est-à-dire cent heures après la mort, toutes ces muqueuses étaient putréfiées, et il était impossible de retrouver en aucun point le mouvement vibratile.

La différence des résultats obtenus sur ces deux sujets s'explique sans doute par la différence de température. Le thermomètre s'était élevé à 20 degrés le 20 et le 21, et la putréfaction avait marché beaucoup plus vite que sur le premier cadavre.

M. Robin rapporte avoir observé les mouvements ciliaires dans l'espèce humaine : une fois, vingt-quatre heures ; une autre fois, trente heures après la mort, dans la trachée et dans les trompes utérines. Richard a observé à peu près la même durée que M. Robin.

Les résultats de mes observations sur des chiens, des lapins et des cochons d'Inde, se rapprochent beaucoup de ceux de M. Gosselin sur l'homme.

Voici dans quelles conditions ces observations ont été faites : Après avoir tué l'animal par la section du bulbe, j'enlevais la trachée, et je la mettais dans de l'eau salée à

6 pour 1000, que je changeais tous les jours, cette eau avait une température constante de 12 degrés au-dessus de zéro. Alors j'examinais au microscope plusieurs fois par jour un tout petit fragment de la muqueuse, et je suis arrivé ainsi à observer les mouvements vibratiles dans ces conditions cent vingt heures après la mort chez le chien, cent trente-huit heures chez le lapin et le cochon d'Inde.

D'autres observations, chez des animaux malades montrent au plus haut degré le peu de durée des mouvements vibratiles après la mort.

Sur des chiens, des lapins, M. Gréhant, dans ses recherches sur la quantité d'acide carbonique exhalée dans les maladies des bronches et des poumons, avait provoqué des bronchites, les unes aiguës, les autres chroniques, par la respiration des vapeurs d'acide sulfureux et de l'ammoniaque. Chez ces animaux malades, dis-je, les mouvements ne persistent que très peu de temps après la mort. Chez un premier chien atteint d'une bronchite chronique, les mouvements vibratiles ont duré vingt-deux heures après la mort. Chez un autre chien, cette fois-ci atteint de bronchite très aiguë, les mouvements ont cessé d'exister six heures après la mort, sur les points qui n'étaient pas violemment atteints par l'inflammation. Sur les lapins morts dans les mêmes conditions que le dernier chien, les résultats ont été toujours les mêmes.

D'après tout ce que nous venons de dire, on voit que le mouvement ciliaire s'éteint très rapidement après la mort chez les animaux malades. Cela précisément explique la différence des résultats obtenus par MM. Gosselin, Robin et Richard. Tandis que les observations de M. Gosselin ont été faites sur des suppliciés, MM. Robin et Richard avaient fait les leurs chez des individus morts à la suite de maladies.

La durée du mouvement ciliaire est encore plus longue chez les animaux inférieurs. Schiff l'a observé quinze jours après la mort chez la tortue; d'autres observateurs l'ont constaté, quelques semaines après la mort, sur des grenouilles mortes et conservées sous l'eau.

IV. — Action mécanique des cils.

De la description du mouvement ciliaire résulte déjà le travail mécanique des cils.

Le déplacement des corps étrangers légers ou même assez pesants, la formation des courants dans les liquides qui les baignent, le déplacement des infusoires, tiennent à l'action mécanique des cils. Ce déplacement est d'autant plus rapide que le mouvement est plus intense.

Pour déterminer le travail mécanique des cils, on se sert de la membrane œsophagienne de la grenouille, qui est la plus convenable de toutes les membranes ciliées.

Wymann, le premier qui ait mesuré le travail mécanique des cils, est arrivé après de nombreuses expériences à fixer la plus haute valeur du travail mécanique des cils à 336 grammes par centimètre carré.

Cet expérimentateur chargeait la muqueuse œsophagienne de la grenouille sur différentes étendues avec des poids variables. Par le contact d'une surface de 14 millimètres carrés 48 grammes ont été déplacés.

Bowditch s'est occupé aussi de mesurer la valeur du travail mécanique des cils; il est arrivé à calculer que chaque cellule accomplit au maximum, en une minute, un travail qui aurait suffi pour élever son propre poids à 4 mètres 253 millimètres de hauteur.

Engelmann prétend qu'une partie du mouvement se transforme en chaleur, surtout quand le mouvement est pendulaire, et alors pour mesurer le travail mécanique des cils, il faut déterminer la quantité de chaleur dégagée, ou transformer tout le travail en chaleur, et mesurer celle-ci; mais l'auteur de cette hypothèse n'a pas pu déceler la moindre trace de chaleur produite.

Les résultats obtenus dans mes expériences se rapprochent beaucoup de ceux de Wymann.

L'appareil qui m'a servi pour faire ces expériences consiste en un petit entonnoir à gaz dont je coupe le tube de

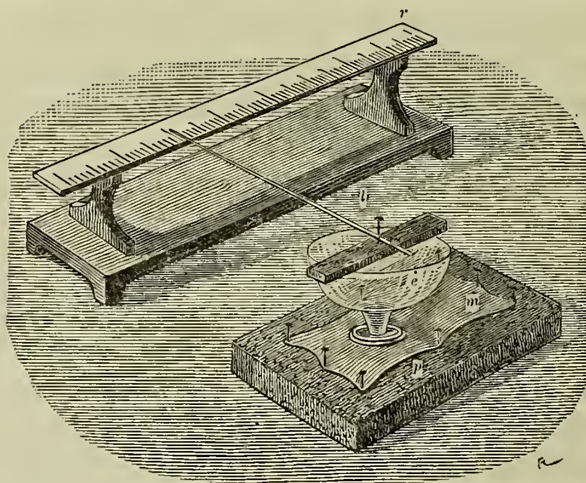


Fig. 31. — Appareil pour mesurer le travail mécanique des cils. — *p*, plaque de liège ; *e*, entonnoir ; *l*, levier ; *r*, règle graduée.

manière à ne conserver qu'un demi-centimètre de longueur; un disque de verre très mince qui a un centimètre de diamètre, est placé horizontalement sous le tube de l'entonnoir et mastiqué avec de la cire à cacheter ; une très longue paille servant d'index est fixée horizontalement à la partie supé-

rieure de l'entonnoir, et le déplacement de l'appareil s'inscrit sur une règle graduée ; l'appareil pèse en tout 38^{gr},30 (fig. 31).

Voici maintenant comment je procédais pour déterminer la valeur du travail mécanique des cils avec cet appareil :

La membrane œsophagienne de la grenouille étant convenablement tendue sur un morceau de liège bien uni, je plaçais ce liège sur un grand disque de verre dont j'établissais l'horizontalité avec un niveau à bulle d'air, condition très importante ; une fois que l'horizontalité était obtenue, je plaçais l'appareil vide sur la membrane et comme le disque avait une surface égale à 1 centimètre carré, je comptais le temps nécessaire pour qu'un centimètre carré de la membrane déplaçât l'appareil qui pesait 38^{gr},36. Le temps était égal à 3 minutes je doublais le poids qui chargeait la membrane en ajoutant du mercure dans l'entonnoir, et je comptais encore le temps qui était 8 minutes et ainsi de suite ; je suis arrivé au poids de 242 grammes qui représente la valeur maximum du travail mécanique des cils ; si le chiffre obtenu dans ces expériences n'est pas le même que celui de Wymann, c'est que Wymann faisait probablement ses expériences sur des grenouilles taureau et récemment pêchées, tandis que les miennes ont été faites sur des grenouilles conservées au laboratoire depuis trois mois, c'est-à-dire très épuisées. Mais je suis convaincu que les chiffres obtenus par Wymann se rapprochent beaucoup de la vérité.

Il résulte de tout ce que nous venons de dire que les cils peuvent accomplir un travail mécanique considérable. On croirait que les cils sous le poids de trente, quarante, tout au plus de cinquante grammes seraient complètement écrasés, mais il n'en est rien, les cils peuvent supporter des poids énormes sans être écrasés. J'ai chargé 1 centimètre carré

de la membrane œsophagienne de la grenouille de 1038 gr. 36 pendant cinq minutes, et après ce temps, j'ai examiné la membrane au microscope, à l'endroit comprimé : les cils marchaient encore, mais ils ne pouvaient plus accomplir un travail mécanique.

V. — Causes du mouvement ciliaire.

Il est certain qu'il est peu d'observateurs qui en voyant le mouvement ciliaire ne se soient demandé quelle en est la cause? Tour à tour les hypothèses les plus variées, la plupart fondées sur des choses qu'on a cru voir, ont été mises en avant pour indiquer la cause et faire connaître l'origine de ce mouvement, mais on n'est pas arrivé à un résultat satisfaisant.

Ehremberg croyait avoir trouvé l'explication dans deux faisceaux musculaires primitifs annexés à chaque cil, qui par leur contraction alternative feraient baisser et élever les cils; cette hypothèse est complètement démentie par l'observation. De plus, les poisons musculaires n'ont pas d'action sur le mouvement ciliaire, qui continue même très longtemps après la mort. Une autre preuve plaide contre l'hypothèse d'Ehremberg, c'est la continuation du mouvement ciliaire longtemps après la perte de toute excitabilité musculaire.

Le mouvement vibratile dépend-il du système nerveux, comme l'ont avancé quelques auteurs allemands? Les raisons invoquées contre la théorie musculaire trouvent encore leur application ici; c'est-à-dire que tous les poisons nerveux (curare, cicutine, nicotine, etc.), n'ont pas d'action sur le

mouvement ciliaire; de plus, ce mouvement continue après la perte de l'excitabilité nerveuse.

Mais si le mouvement ne dépend ni des muscles ni des nerfs, quelle est alors son origine et sa cause?

Dujardin en 1835 a émis l'opinion que le mouvement ciliaire pourrait bien n'être autre chose qu'un mouvement amiboïde de la substance protoplasmique. « Les principaux organes extérieurs des infusoires, dit-il, sont les divers prolongements de leur substance charnue vivante, qui, sous forme d'expansions ou de filaments, ou de cils, servent à la fois à la locomotion et à la nutrition ; et plus loin, il ajoute : « Les cils pourraient être de même nature que tous ces prolongements. »

Les recherches entreprises à ce sujet depuis cette époque sont venues confirmer l'opinion de Dujardin.

Engelmann, Roth, dans des publications distinctes, ont émis l'opinion que le mouvement ciliaire est de nature amiboïde.

D'après les observations d'Hæckel, le mouvement ciliaire n'est qu'une modification du mouvement amiboïde. «On sait, dit-il, que deux espèces d'éléments ciliaires se rencontrent dans le règne animal. Tantôt la cellule est épithéliale et flagellée, c'est-à-dire, ne porte qu'un cil long en forme de fouet, un flagellum ; tantôt au contraire, à la place d'un flagellum, on la voit couverte de nombreux cils occupant des points divers, des positions différentes sur sa partie libre. Disons tout de suite que le flagellum comme le cil vibratile est un prolongement du protoplasma. »

C'est par l'étude des organismes inférieurs que Hæckel est arrivé à cette idée, à cette conclusion : les cellules ciliées dérivent par transformation des cellules amiboïdes.

Les spores des *Protomyxa aurantiaca*, *Protomonas Hux-*

leyi, ont la forme d'une poire, avec un seul flagellum long, qui par ses mouvements les fait nager ; or, quand elles s'arrêtent, le flagellum modifie sa forme et n'est plus qu'un prolongement amiboïde.

De même, dans le *Magosphora planula*, les cellules ciliées qui le composent peuvent dériver des cellules non ciliées amiboïdes, et après avoir été ainsi produites reviennent à l'état de cellules soit non ciliées amiboïdes soit uniciliées ou flagellées qui se détachent et continuent à vivre.

Sur les êtres beaucoup plus élevés hiérarchiquement, sur des éponges du groupe de Leucoscléaria, M. Hæckel a vu le même phénomène se produire.

Il semble incontestable, dans les êtres inférieurs qu'un filament flagelliforme et que des cils même peuvent rentrer dans la masse commune.

L'action de l'électricité, des gaz et des anesthésiques sur le mouvement ciliaire est tout à fait identique à leur action sur le mouvement amiboïde.

D'après tout ce que nous venons de dire, on peut admettre que le mouvement ciliaire n'est qu'une forme du mouvement amiboïde, et qu'il dépend du protoplasma cellulaire, mais nous pouvons nous demander encore dans quelle partie du protoplasma se fait ce mouvement.

Quelques auteurs, et à leur tête M. Ranvier, n'admettant pas la continuation des cils avec le protoplasma, considèrent le plateau comme centre du mouvement ; ces auteurs prétendent avoir observé que des cils adhérents au plateau, mais séparés du corps cellulaire, continuent à se mouvoir.

Pour ma part, sur des centaines de préparations des cellules vivantes, je n'ai jamais pu me convaincre de ce fait ; au contraire, j'ai observé l'arrêt immédiat du mouvement

sur des cils séparés du corps cellulaire, soit seuls, soit avec leur plateau.

Pour beaucoup d'autres auteurs, au contraire, l'origine du mouvement se trouve dans la couche externe du protoplasma, et surtout dans ces filaments granuleux dont nous avons signalé l'existence dans cette couche, et qui, traversant les cellules de la base au sommet, sont considérés comme agents essentiels du mouvement. Ces filaments ne sont autre chose que les prolongements intracellulaires des cils. (Rouget, Eimer, Max Schultze, etc.)

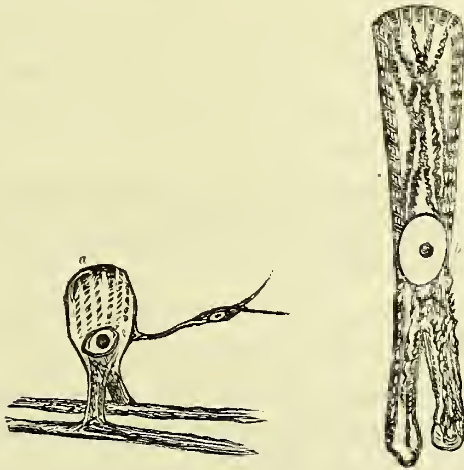


Fig. 31. — *a*, cellule ectodermique de l'hydre ; *b*, cellule endodermique de l'hydractinie, d'après M. Rouget.

Les dernières recherches de M. Rouget sur les cellules ectodermiques de l'hydre d'eau douce, et sur les cellules endodermiques des hydractinies, qui sont des cellules épithéliales contractiles, surtout chez l'hydre, ainsi que sur les fibrilles contractiles de l'ectosarc des Vorticelles, montrent que ces filaments granuleux sont les agents des mouvements propres des cellules (fig. 31).

Engelmann n'admet pas cette dernière explication, alléguant que ces filaments ne sont pas particuliers aux cellules ciliées, qu'ils existent dans beaucoup de cellules dépourvues de cils, comme les cellules cylindriques des conduits salivaires, des canalicules biliaires, des canalicules urinaires, etc., et pour lui, ces filaments ne servent simplement qu'à la nutrition des cils.

Mais il ne faut pas perdre de vue que précisément toutes ces cellules précitées étaient ciliées dans les premières périodes de la vie, et que peu à peu, avec le progrès du développement, elles ont perdu leurs cils pour s'adapter aux nouvelles fonctions qu'elles doivent remplir, mais ont conservé les autres éléments de leur structure primitive (Rouget). Quant aux causes déterminantes du mouvement ciliaire, elles sont encore inconnues.

On peut se demander s'il y a quelque analogie entre le mouvement ciliaire et le mouvement musculaire. Certainement oui : ces deux espèces de mouvement présentent beaucoup d'analogie entre eux, au moins dans les premières périodes de développement des muscles.

Nous savons que, contrairement au mouvement ciliaire, le mouvement musculaire est sous la dépendance du système nerveux; mais si les muscles adultes obéissent au système nerveux, il n'en est pas de même dans les premières périodes de la vie, lorsque ce système n'est encore qu'à l'état d'ébauche et n'a aucune action sur eux; ils peuvent se contracter, sous l'influence de la température, comme l'a observé Cl. Bernard, sur l'embryon du poulet dans les premières heures de l'incubation.

L'action des acides, des alcalis, même de l'électricité sur le mouvement musculaire, est tout à fait semblable à leur action sur le mouvement ciliaire. Il serait donc ration-

nel de conclure que tout élément contractile, cils vibratiles, amibe, muscle, a la même nature et les mêmes propriétés générales, et, comme le dit Cl. Bernard, qu'il est impossible d'établir une limite entre les différentes espèces de mouvements que possèdent les êtres vivants, au moins au commencement du développement.

VI. — Fonction des cils vibratiles.

Les cils vibratiles jouent un rôle capital dans l'accomplissement de fonctions très importantes, surtout chez les animaux inférieurs. C'est grâce à la présence des cils, chez ces animaux, que les deux fonctions essentielles à la vie, la respiration et la nutrition, peuvent s'accomplir.

Les cils servent aussi, chez ces animaux, à la locomotion, et, par ce moyen, l'animal, en se déplaçant, se met en contact avec une nouvelle couche du liquide qui le baigne, contenant de l'air et en même temps des matières nutritives. Cela s'observe chez les flagellés, les paramécies et enfin chez presque tous les embryons des invertébrés.

Chez les animaux fixes, les cils déterminent, dans les liquides qui les baignent, des courants qui ont pour résultats de remplacer la couche du liquide qui est en contact avec l'animal, et épuisée d'air et de matières nutritives par une autre couche, qui est plus riche, comme on l'observe chez les vorticelles, les éponges et chez les mollusques aquatiques à respiration branchiale, etc.

L'importance des cils diminue au fur et à mesure qu'on s'élève dans le règne animal. Leurs mouvements dans l'appareil respiratoire des animaux supérieurs ont pour fonction d'expulser les mucosités qui, sans cela, encombreraient les

bronches, et aussi, comme le disent quelques auteurs, les cils ont pour fonction de tamiser l'air qui sert à la respiration ; les poussières atmosphériques sont retenues de la sorte, sont ensuite expulsées avec les mucosités bronchiques.

Les cils vibratiles jouent un rôle très important dans la fécondation. L'ovule, une fois dégagé de l'ovaire, est transporté à l'utérus, grâce aux mouvements des cils qui se dirigent de l'ovaire vers l'utérus.

Cl. Bernard et plusieurs physiologistes ont observé, chez quelques animaux du moins, que les cils vibratiles des organes génitaux femelles tombent à l'époque de la mue, et pendant la même période, les organes mâles ne possèdent plus de spermatozoïdes flagellés, comme on l'a constaté bien des fois chez le coq. Cette disparition des cils coïncide avec une interruption complète des fonctions reproductrices.

Harvey a signalé une anomalie très curieuse qu'on peut surtout constater chez les chevrettes, et qu'on a rattachée aux particularités des mouvements vibratiles. Souvent la mue arrive chez ces animaux, presque aussitôt après la fécondation; quelques jours après la fécondation, on constate qu'il n'y a pas d'œufs dans l'utérus, et cependant il arrive que les chevrettes mettent bas au bout d'un certain temps. Comment rendre raison de ce fait? Zeigler l'explique comme il suit : l'œuf est transporté le long de la trompe de l'ovaire à l'utérus au moyen des cils vibratiles; mais l'époque de la mue arrive, il est surpris en route par la chute des cils, et il reste en place au milieu de la trompe jusqu'à ce que le mouvement vibratile reparaisse et lui permette de descendre alors jusqu'à l'utérus ; il n'est plus étonnant, dès lors, qu'en ouvrant la chevrette pendant la période de la mue, on ne trouve aucun œuf dans l'utérus. Tous ces faits montrent bien l'importance des mouvements vibratiles

dans les phénomènes de la génération, surtout si l'on considère les spermatozoïdes comme cellules vibratiles.

Dans les autres organes pourvus de cils, les cils ne paraissent avoir que des fonctions limitées sans importance.

VARIATION D'INTENSITÉ DU MOUVEMENT CILIAIRE. — ACTION DES AGENTS PHYSICO-CHIMIQUES

I. — Action de la température.

La température exerce une action accélératrice sur le mouvement ciliaire. L'intensité du mouvement augmente avec l'élévation de la température, mais il arrive un moment où le mouvement s'affaiblit, puis s'arrête.

Les limites de la température entre lesquelles a lieu le mouvement ciliaire ont été fixées par beaucoup d'auteurs qui ne sont pas d'accord.

Pour Purkinje et Valentin, le point ou limite supérieure de l'arrêt du mouvement ciliaire est de 80 degrés au-dessus de zéro, observation complètement erronée et sans aucun fondement.

Les expériences de Cl. Bernard avec l'appareil de Calliburcès, dont nous donnerons la description tout à l'heure, montrent que l'intensité du mouvement augmente peu à peu jusqu'à 60 degrés au-dessus de zéro, puis il s'affaiblit au fur et à mesure que la température s'élève, et enfin, il s'arrête à 80 degrés. Ces observations, comme celles de Purkinje et Valentin, sont erronées.

Avec le même appareil qu'a employé Cl. Bernard, je n'ai pas pu obtenir de mouvement après 41 degrés, qui n'est

certainement pas la limite du mouvement, mais je dirai tout à l'heure pourquoi.

Beaucoup d'auteurs qui se sont occupés de l'action de la température sur le mouvement ciliaire, donnent comme température maximum pour l'arrêt de ce mouvement, ou, comme je l'appelle, limite supérieure du mouvement, 45 degrés au-dessus de zéro.

On peut fixer les limites entre lesquelles se fait le mouvement vibratile, ou avec le microscope, ou avec les appareils enregistreurs. Le microscope surtout donne exactement la température à laquelle le mouvement s'arrête, tandis que les appareils montrent bien les variations d'intensité du mouvement d'un degré à l'autre, mais ils ne donnent pas exactement la température à laquelle s'arrête le mouvement, parce que, avant d'arriver au maximum, 3 ou 4 degrés auparavant, le mouvement est tellement faible et irrégulier, qu'il ne peut pas accomplir un travail mécanique. Cela explique précisément pourquoi je n'ai pas obtenu de mouvement avec l'appareil de Calliburcès après 41 degrés centigrades, tandis que le mouvement observé au microscope s'arrête seulement à 45 degrés centigrades.

Pour déterminer cette température ou limite d'arrêt supérieure, on dissocie des cellules vibratiles vivantes, soit de la trachée du lapin ou de l'œsophage de la grenouille, soit des branchies des moules, dans une goutte d'eau salée à 6 pour 1000 et on lute la préparation avec la paraffine. On place cette préparation sur la platine chauffante, dans laquelle on fait circuler de l'eau chaude à une température connue et réglée par le régulateur de d'Arsonval, et alors on observe au microscope, on voit que le mouvement s'accélère de plus en plus avec l'élévation de la température, et son maximum d'intensité se trouve à 35 degrés; à partir de ce

degré le mouvement s'affaiblit peu à peu jusqu'à 40 degrés, tout en conservant sa régularité; à 41 et 42 degrés le mouvement devient très faible, irrégulier; à 43 et 44 degrés les cils s'arrêtent en tétanos; mais cet arrêt n'est que passager, et les cils recouvrent leurs mouvements en faisant passer dans la platine chauffante un courant d'eau à 25 degrés; à 45 degrés, le mouvement est complètement arrêté pour ne plus reparaître, et les cils sont en état de rigidité; à 48 degrés, que Engelmann appelle température ultramaximum, les cellules, ainsi que les cils, sont complètement désorganisées.

Il en résulte que ce n'est pas à 80 degrés que le mouvement s'arrête, mais bien à 45 degrés, température à laquelle du reste se coagulent les matières albuminoïdes; l'arrêt du mouvement résulte de la coagulation du protoplasma.

L'arrêt du mouvement ciliaire par le froid a donné lieu aussi à une controverse; pour les uns le mouvement s'arrête à zéro (Cl. Bernard, Calliburcès); pour d'autres, à 6 degrés au-dessous de zéro (Roth), et enfin à — 17 degrés sur le sperme de l'homme (Mantegazza).

Les recherches que j'ai faites dans ce sens montrent que le mouvement s'arrête à — 8 degrés je rappelle en passant que c'est surtout chez la moule que j'ai fait ces observations.

Voici comment je procédais pour faire ces expériences:

Je faisais d'abord un mélange réfrigérant de glace et de sel de cuisine; je réglais la température de ce mélange par l'addition de plus ou moins de sel ou d'eau ordinaire; si je voulais refroidir, j'ajoutais du sel, et au contraire, de l'eau pour chauffer; j'ajoutais de l'un et de l'autre jusqu'à obtenir le degré voulu, qui peut rester fixe au moins pendant cinq minutes; et alors je plongeais dans ce mélange à des différents degrés pendant cinq minutes une préparation des branchies de la moule dissociée dans l'eau de mer, qui ne

gèle qu'à trois degrés au-dessous de zéro ; après ce temps, en examinant au microscope cette préparation, j'ai constaté ce qui suit :

à 0°, le mouvement est ralenti et les cils ne font à peu près que 8 à 12 oscillations par seconde.

à — 2°, le mouvement se ralentit de plus en plus, mais il ne s'arrête pas.

à — 3°, l'eau de la préparation s'est congelée et les cils se trouvent emprisonnés dans la glace, mais après la fusion de celle-ci les cils reprennent leur mouvement.

à — 4° — 5° la même chose se répète, c'est-à-dire, l'arrêt mécanique des cils par la congélation de l'eau de la préparation.

à — 6°, un nombre considérable de cils cesse de se mouvoir même après la fusion de la glace, mais on observe encore le mouvement de beaucoup d'autres.

à — 8°, le mouvement est arrêté définitivement. A ce degré les cellules subissent les mêmes altérations qu'elles subissent à 45° au-dessus de zéro, c'est-à-dire, retour des cellules à la forme sphérique et apparition du noyau qui indique la mort des cellules.

Comment peut-on expliquer la résistance des cellules vibratiles à cette basse température? Dégagent-elles de la chaleur pour se mettre à l'abri du refroidissement extérieur? Je ne saurais trop le dire. Il est bien certain que le mouvement continue tant que les cellules conservent leur apparence normale, et il s'arrête très probablement par la coagulation du protoplasma.

Maintenant je passe à la description des appareils et à l'étude des variations d'intensité du mouvement sous l'action de la chaleur.

Appareil de Calliburcès. — Cet appareil consiste en un flacon de verre ayant 49 centimètres carrés de base sur 17c de hauteur, coupé transversalement en deux parties égales

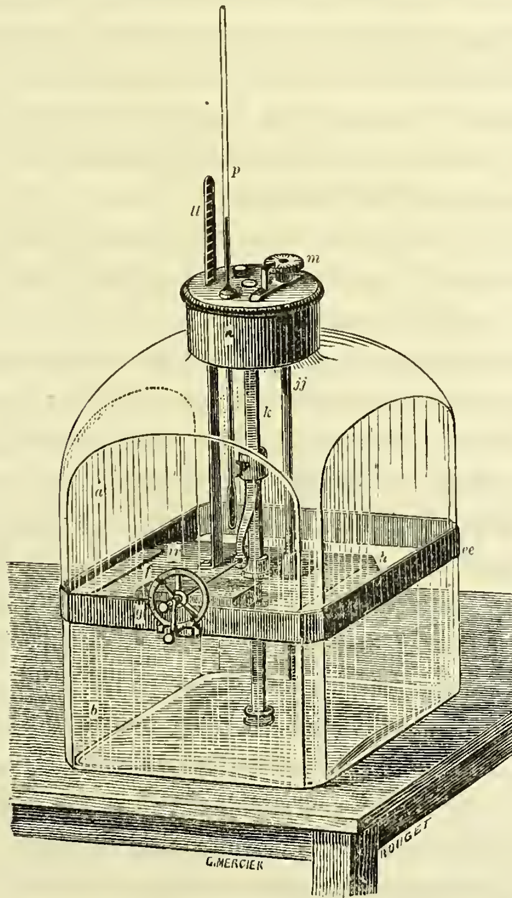


Fig. 32. — Appareil de Calliburcès.

(*a* et *b*, fig. 32). L'une des parois de la moitié supérieure est percée au milieu de son tiers inférieur d'un très petit trou, dans lequel est engagé un fil d'aluminium servant d'axe à un cylindre de verre de 1 centimètre de longueur et faisant

corps avec celui-ci. L'extrémité extérieure de cet axe porte une aiguille *f* qui tourne sur un cercle gradué *g* ; de cette disposition résulte que l'aiguille entraînée au moindre mouvement communiqué au cylindre permet d'évaluer la rapidité avec laquelle tourne ce dernier, lorsqu'il est poussé par les vibrations des cils. Pour concevoir comment ceux-ci lui transmettent leur mouvement, il importe de savoir comment est garnie la moitié supérieure du flacon, et de quelle façon elle s'adapte à la moitié inférieure.

L'orifice du flacon est fermé par un cercle métallique *n*, auquel est soudé intérieurement une tige prismatique de cuivre *k* ; celle-ci descend jusqu'au centre de la moitié inférieure du vase, où son extrémité va pénétrer dans une rondelle percée qui se trouve fixée au fond du flacon, et par laquelle elle est maintenue dans une position verticale lorsqu'on réunit les deux parties du vase. Une bande de laiton *cc* entoure le flacon au niveau de sa section horizontale et forme une gorge qui empêche l'une des parties de glisser sur l'autre. Une tablette de cuivre horizontale *h*, percée d'une ouverture de même forme que la section transversale de la tige, peut se mouvoir verticalement le long de cette tige, qui la traverse. Au moyen d'une longue vis de rappel *jj*, dont le pas pénètre dans un écrou taraudé à travers cette tablette, elle est déplacée dans un sens ou dans l'autre. La tête *m* de cette vis fait saillie au-dessus du couvercle. En la tournant à droite ou à gauche, on élève ou l'on abaisse la tablette, ainsi que la réglette destinée à indiquer la hauteur à laquelle on l'a élevée (fig. 31). Cette réglette *ll* est formée d'une petite lame de métal soudée par son extrémité inférieure à la tablette de cuivre, au-dessus de laquelle elle s'élève perpendiculairement jusqu'au delà du couvercle. Son extrémité supérieure le traverse librement, et porte des

divisions au moyen desquelles se mesure la hauteur de la tablette. Pour plus de précision, la tête de la vis de rappel est partagée en degrés, que l'on compte à partir d'un point de repère *o*, et dont le nombre représente les fractions des divisions à ajouter à l'indication de la réglette. Une ouverture par laquelle on introduit un thermomètre *p* est pratiquée dans le couvercle. Pour mettre l'axe en contact avec la membrane vibratile *r*, étalée d'avance sur une lame de liège *i* fixée sur une lame de cuivre par quatre vis, on se sert de la vis de rappel, et on la tourne pour élever la tablette. On désigne sous le nom de porte-épithélium cette plaque de cuivre recouverte de la lame de liège.

Une importante modification apportée dans le mode de suspension de l'axe par M. Rouget consiste en ceci : Tandis que dans l'ancien appareil de Calliburcès, les deux extrémités de l'axe s'engageaient dans deux trous pratiqués sur deux lames de cuivre, dans l'appareil que M. Rouget a fait construire l'axe est suspendu sur pointes, à la manière du cylindre de Marey. Cette modification a rendu l'appareil plus sensible qu'il n'était, puisque à la même température l'aiguille fait le tour du cadran dans un temps beaucoup moindre qu'avec l'ancien appareil. Le poids du cylindre de verre y compris celui du fil d'aluminium avec son aiguille, est $0^{gr},09$.

Voici comment on procède pour étudier l'action de la température sur le mouvement vibratile et ses variations d'intensité avec cet appareil. La membrane œsophagienne de la grenouille est étendue convenablement et sans tension, au moyen d'épingles, sur le bord de la lame de liège le plus rapproché du cadran. Elle est abandonnée pendant quelques minutes pour laisser aux vibrations des cils le temps de la dépouiller du mucus, qui sans cela adhérerait au cylindre

et arrêterait son mouvement, au moins le ralentirait. Le porte-épithélium est ensuite placé sur la tablette, de manière que le cylindre vienne reposer sur la surface vibratile; alors en tournant la vis de rappel, on fait monter le porte-épithélium jusqu'à ce que le cylindre soit mis en mouvement par les cils vibratiles. On compte alors le temps que l'aiguille emploie pour faire un tour entier du cadran, à zéro, en plongeant l'appareil dans un bain d'eau à cette température; puis on répète la même expérience plusieurs fois, tout en maintenant le bain à la même température, et on prend la moyenne, qu'on considère comme le temps moyen d'une révolution; puis on élève la température du bain de cinq en cinq degrés, en prenant toujours la moyenne de plusieurs expériences, et ainsi de suite, jusqu'à ce qu'on arrive à l'arrêt du mouvement, qui a lieu, comme nous l'avons déjà dit, à 41 degrés centigrades.

Le tableau suivant nous montre d'une manière très évidente, l'augmentation de l'intensité du mouvement au fur et à mesure de l'élévation de la température.

à 0°	10′ 15″
à 5°	08′ 55″
à 10°	05′ 38″
à 15°	01′ 45″
à 20°	00 48″
à 25°	00 35″
à 30°	00 32″
à 35°	00 25″
à 37°	00 57″
à 38°	01′ 15″
à 39°	03′ 52″
à 40°	10′ 15″
à 41°	20′ 10″
à 42° à 43° à 44°	l'appareil ne montre aucun mouvement, mais la membrane examinée au microscope montre encore le mouvement.
à 45°	arrêt définitif.

D'après ce tableau on voit que l'intensité du mouvement augmente avec l'élévation de la température, et présente son maximum d'intensité à 35 degrés, puis le mouvement s'affaiblit jusqu'à 44 degrés, et à 45 degrés, il s'arrête définitivement.

Appareil de Gréhant. — Cet appareil consiste dans une lame de cuivre formant un plan incliné, qui s'articule par une charnière avec une lame *c* du même métal horizontale; la lame inclinée est couverte de liège *p* et porte à l'extrémité opposée à la charnière (fig. 33) un trou par lequel passe

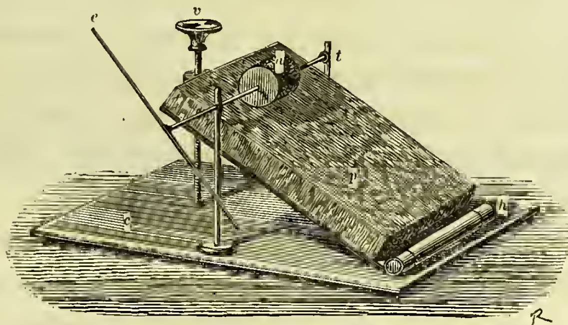


Fig. 33. — Appareil de Gréhant.

une vis de rappel *v* pour adapter l'axe à la membrane vibratile fixée sur la lame de liège; l'axe est formé par un fil de laiton qui présente en son milieu un renflement cylindrique *a* pour donner une large surface de contact avec les cils ; l'une des extrémités de l'axe porte un fil de verre *e* pour marquer les degrés de déplacement; de chaque côté de la lame inclinée s'élève une mince tige de cuivre *t* qui supporte l'axe.

Les résultats obtenus avec ce petit appareil concordent exactement avec ceux de l'appareil de Calliburcès.

Appareil de Ranvier. — L'appareil consiste en un cristallisoir de verre V (fig. 34) muni sur son bord d'un cadran circulaire divisé en degrés. Ce grand vase est plein d'eau salée à 6 pour 1000; il renferme, immergé dans ce véhicule, un système composé de la manière suivante : sur un bouchon C l'œsophage d'une grenouille est fixé convenablement. Les cils sont disposés en haut et peuvent vibrer librement dans le milieu liquide.

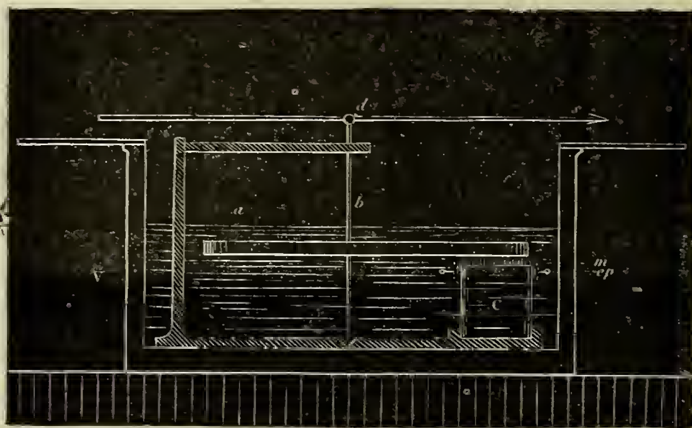


Fig. 34. — Appareil de Ranvier.

A la surface de la membrane ciliée repose un disque de verre *a* supporté par une aiguille dorée *b* qui le perfore à son centre et perpendiculairement à son plan. Cette aiguille sert de pivot au disque que la moindre impulsion met en rotation ; elle porte à sa partie supérieure en *d* une longue paille qui amplifie les mouvements de rotation du disque *a*, et marque par son déplacement les écarts angulaires très augmentés sur le cadran divisé *e*.

Les résultats obtenus par M. Ranvier avec cet appareil sont tout à fait identiques à ceux que j'ai obtenus avec l'appareil de Calliburcès et celui de Gréhant.

Il résulte de toutes les expériences que nous venons de voir que l'intensité du mouvement vibratile augmente avec l'élévation de la température ; ce mouvement s'arrête à 45 degrés centigrades (Rouget, Engelmann, Ranvier, etc.), et non à 80 degrés comme l'ont avancé Claude Bernard, Purkinje et Valentin.

Quant à son arrêt par le froid, il a lieu entre 6 et 8 degrés au-dessous de zéro et non pas à zéro.

II. — Action de l'électricité.

Pour l'action de cet agent sur le mouvement ciliaire, les auteurs sont bien loin d'être d'accord.

Pour les uns, l'électricité accélère le mouvement ; pour d'autres, au contraire, elle le ralentit.

M. Ranvier affirme qu'au moment du passage du courant à travers une membrane ciliée, il y a un arrêt fugace, puis le mouvement s'accélère ; cet arrêt suivi d'accélération n'a jamais été signalé par aucun autre observateur. M. Rouget n'a observé l'arrêt du mouvement sous l'action des courants que lorsque l'action chimique des courants produit la décomposition électrolytique de l'eau et des liquides des tissus et l'envahissement du champ du microscope par une très grande quantité de gaz.

Pour M. Onimus et Legros, les courants continus accélèrent le mouvement, et les courants induits l'arrêtent.

Kistiakowski, Engelmann et Rouget ont trouvé un résultat contraire à celui des deux précédents observateurs.

M. Cadiat, dans une communication à la Société de biologie, dit que les courants faibles n'ont pas d'action sur les mouvements vibratiles, et que les courants forts l'arrêtent.

Voici en réalité comment la chose se passe; si le mouvement présente à peu près son intensité normale, c'est-à-dire si les cils font de 100 à 120 oscillations par seconde, les courants faibles n'ont presque pas d'action, mais au contraire, si le mouvement est affaibli, ces courants produisent une accélération très manifeste, les courants de moyenne intensité agissent de même ; quant aux courants forts, ils arrêtent complètement le mouvement.

L'action de l'électricité sur le mouvement ciliaire peut être étudiée au microscope et avec les appareils enregistreurs.

Au microscope, il suffit de mettre sur un porte-objet électrique quelques filaments branchiaux de la moule, ou un petit fragment de toute autre membrane vibratile. Les deux extrémités de ce porte-objet communiquent avec les électrodes d'un appareil d'induction, puis on observe au moment de l'excitation ; on trouve alors une accélération très marquée, surtout, comme nous l'avons déjà dit, si le mouvement était faible, et on n'observe jamais cet arrêt momentané signalé par Ranvier.

Les appareils enregistreurs démontrent encore mieux, par les tracés qu'ils donnent, l'accélération du mouvement au moment et après le passage du courant.

Appareil de Ranvier. — Cet appareil consiste en une lame de liège portée par un support à mâchoire, sur laquelle on fixe la membrane œsophagienne de la grenouille (fig. 35). Sur cette même lame de liège E, en arrière de l'œsophage étalé existe une petite armature verticale AD traversée en *f* par une tige métallique droite formée d'une épingle. Cette tige sert de pivot à une paille P d'environ 35 centimètres de longueur terminée par une plume. A une petite distance en avant du pivot *f*, la paille est munie d'une petite tige droite et

courte B, fixée avec de la cire à cacheter, et soutenant un disque de verre B, ce disque est amené au contact de la surface ciliée de l'œsophage, et la moindre impulsion l'entraîne facilement à droite ou à gauche suivant le sens du mouvement. L'œsophage est disposé de manière que son axe longitudinal soit placé à angle droit avec le levier de paille.

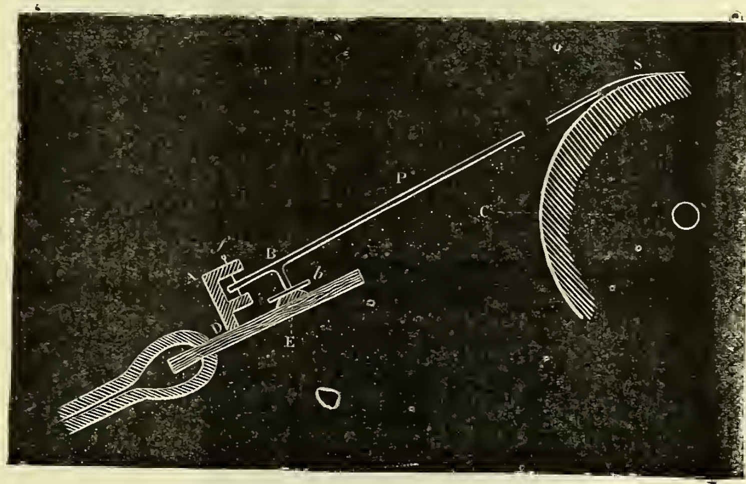


Fig. 35. — Appareil de Ranvier.

Les deux bouts de la membrane communiquent avec les électrodes d'un appareil d'induction.

Une fois que l'appareil est ainsi installé et mis en marche, on rapproche la plume d'un cylindre couvert d'une feuille noircie. On fait alors tracer une première courbe sans excitation. La seconde courbe avant l'excitation reste parallèle à la première, et au moment de l'excitation elle s'en éloigne considérablement, comme on le voit sur ces deux tracés (fig. 36 et 37).

Au contraire, pour M. Ranvier, la seconde courbe qui marchait parallèlement à la première avant l'excitation,

s'abaisse, c'est-à-dire se rapproche de la première au moment



Fig. 37. — *a*, ligne des abscisses; *b*, tracé normal; *c*, avec faible excitation; *d*, avec forte excitation.

de l'excitation, puis s'en éloigne. Cet abaissement, dit-il, correspond à l'arrêt au moment du passage des courants.

Cet arrêt n'existe pas en réalité comme l'ont démontré l'observation microscopique et les graphiques.

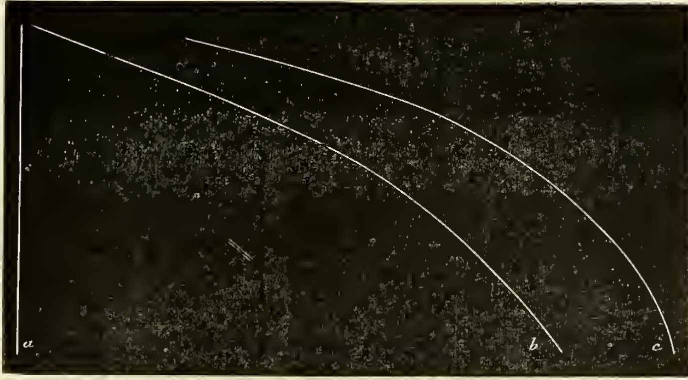


Fig. 36. — *b*, tracé normal; *c*, avec forte excitation. (Figure empruntée à M. Rouget, *Leç. de physiol. gén. au Muséum*, 20 mai 1880.)

D'autres expériences que j'ai faites avec l'appareil de Calliburcès ont démontré d'une manière très évidente l'action accélératrice de l'électricité sur le mouvement ciliaire, sans que j'aie pu observer l'arrêt passager de Ranvier.

Horloge à cils et moulin à cils. Deux appareils servant à enregistrer le mouvement ciliaire par Engelmann d'Utrecht. — Ces deux appareils reposent sur le principe suivant : Un axe mis en mouvement de rotation par l'action d'un grand nombre de cils vibratiles appartenant à une membrane muqueuse porte une aiguille (horloge à cils) ou une roue dentée (moulin à cils) qui tournent en même temps que l'axe et laissent passer des étincelles électriques qui vont jaillir entre la pointe d'un métal et la surface d'un cylindre tournant recouvert d'un papier noirci ; en mesurant les distances des marques faites par les étincelles et en connaissant la vitesse

de rotation du cylindre, on obtient la vitesse angulaire de l'axe qui sert à mesurer l'énergie du mouvement ciliaire.

Pour expliquer la méthode, on se sert de la figure schématique (fig. 38).

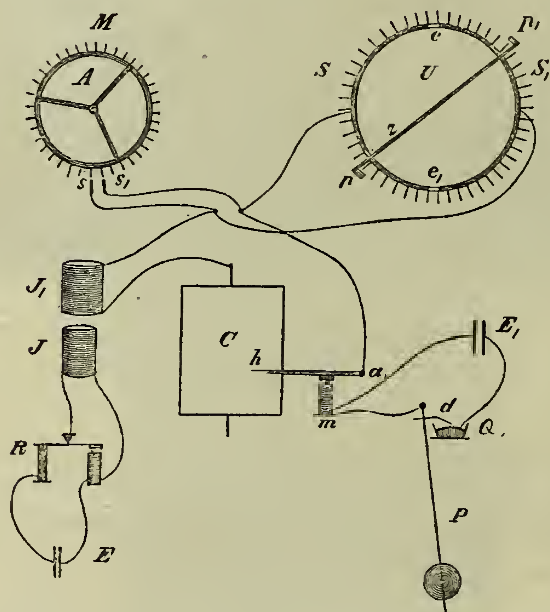


Fig. 38. — Figure schématique pour l'intelligence des appareils d'Engelmann.

Dans le premier circuit J d'un appareil d'induction qui est alimenté par la pile E se meut constamment et rapidement l'interrupteur R. Les pôles de la bobine secondaire J′ sont unis à l'horloge ou au moulin à cils, l'un directement, l'autre par l'intermédiaire du cylindre C et de la pointe de métal *h* qui doit écrire sur la surface.

Lorsqu'on emploie l'horloge à cils U, les deux fils conducteurs venant de J′ sont unis aux moitiés S et S′ d'un cercle de laiton fixe pourvu de dents; ces deux moitiés sont

isolées l'un de l'autre par des arcs e e' de caoutchouc durci ou ébonite. Sur le cercle tourne comme l'aiguille d'une montre l'aiguille en métal z, aux extrémités de laquelle sont soudées de minces lames de platine p et p'. Chaque fois que ces lames, mises en mouvement par les cils, passent contre deux dents correspondantes des demi-cercles S et S', des étincelles jaillissent entre les dents et les lamelles et simultanément entre la pointe h et le cylindre C ; les étincelles tracent sur le papier noirci de petites taches blanches.

Lorsqu'on emploie le moulin à cils M, les conducteurs qui partent de J' se terminent à deux lames de platine S et S' qui peuvent être déplacées à volonté et dont la distance est trop grande pour que les étincelles jaillissent entre elles ; on dispose ces lames de platine de manière qu'elles soient très voisines des dents de la roue d'aluminium A, alors chaque fois que deux dents de cette roue se présentent vis-à-vis des lames de platine, des étincelles jaillissent et s'inscrivent sur le cylindre C.

L'avantage essentiel de ces dispositions c'est que les cils vibratiles, pour enregistrer la vitesse de leur mouvement, n'ont besoin de produire aucun travail particulier. La pointe h sert en outre à enregistrer le temps. On a fixé au levier mobile autour du point a une armature de fer doux qui est attirée une fois et abandonnée par un électro-aimant m toutes les deux secondes : E' est une pile constante, Q est une soucoupe de mercure dans laquelle peut plonger la pointe de platine d qui est attachée à la tige du pendule P d'une horloge.

Les dispositions de l'horloge à cils et du moulin à cils s'expliquent par les figures 39 et 40. Les deux instruments ayant beaucoup de parties communes, on peut à volonté substituer le moulin à cils à l'horloge à cils. La figure 39 montre l'hor-

loge à cils vue par derrière et de haut à 1/5 de la grandeur naturelle.

La muqueuse pharyngienne de la grenouille qui doit faire tourner l'axe *a* est légèrement tendue entre deux bandes de liège qui sont fixées avec de la cire à cacheter sur la plaque d'ébonite *c;* celle-ci est maintenue par la pince à ressort *k* sur la plaque d'ébonite *d* que le ressort appuie sur la surface

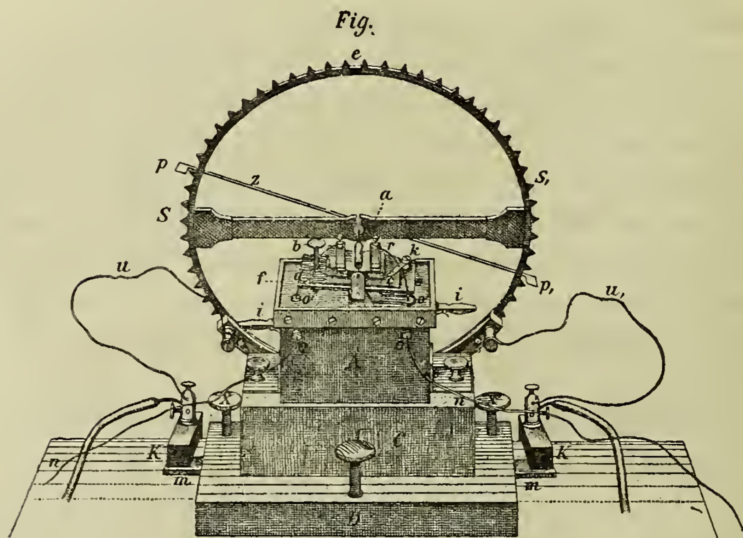


Fig. 39. — Horloge ciliaire d'Engelmann.

du support de bois A et qui peut être élevée ou abaissée à l'aide de la vis *b*.

Autour du support A il y a une bande d'ébonite *f* qui sert à fixer la chambre humide B (figure 40); cette chambre est une petite boîte de cuivre à doubles parois qui est ouverte en dessous, mais qui peut être fermée par-dessus par une plaque de glace. L'intervalle compris entre les parois s'ouvre d'un côté et en bas par un ajutage de métal et à la paroi op-

posée mais en haut par un autre ajutage de métal (k et k') (fig. 40). L'ajutage inférieur k' est muni d'un robinet et sert dans les expériences faites sur l'influence de la température

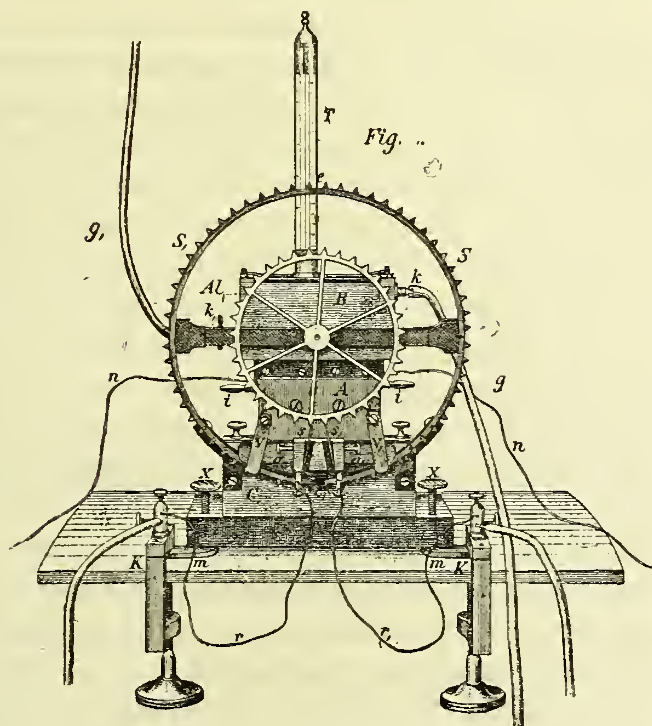


Fig. 40. — Moulin à cils d'Engelmann.

à l'introduction de l'eau chaude ou de l'eau froide par le tube de caoutchouc g' ; par l'ajutage supérieur k l'eau s'écoule au moyen du tube g. Au centre de la glace, que l'on peut enlever et qui forme le couvercle de la chambre humide, passe un thermomètre T dont la cuvette est maintenue tout près de la membrane et de l'axe. A la surface supérieure du support A s'ouvre de chaque côté un tube qui sert à conduire les gaz et qui se termine au dehors par les aju-

tages *ii* venant de l'appareil producteur du gaz. En outre, deux petits tubes de verre (*o o'*) (fig. 39) servent à conduire les fils des électrodes lorsqu'on doit faire agir sur la membrane des excitations électriques.

Le support A est vissé et peut être déplacé horizontalement sur le bloc de bois C qui est fixé à une planchette D munie de vis calantes, maintenue sur la table d'expériences par les pinces de pression en fer K; ces pinces servent encore à porter des bornes qui sont isolées par du caoutchouc durci et qui reçoivent les fils allant de l'appareil à la bobine secondaire J' (fig. 38). Sur le bloc de bois C est vissé le cercle de laiton composé des deux moitiés S et S', isolées l'une de l'autre, au centre duquel tourne l'aiguille *z* terminée par les lames de platine *p* et *p'*. Le cercle de l'horloge à cils porte à des distances exactement égales à 6°,60 des dents en forme de coins. L'aiguille est en acier, longue de 20 centimètres, elle pèse 1 gramme; elle est fixée au moyen d'un fragment d'ébonite à l'axe mince d'acier qui traverse exactement au centre de sa longueur un cylindre d'ébonite de 3 millimètres de diamètre et de 25 millimètres de longueur; l'aiguille, l'axe et le cylindre pèsent ensemble $2^{gr},2$.

L'appareil doit-il être employé comme moulin à cils? on enlève l'axe qui porte l'aiguille *z* et on le remplace par un autre axe semblable muni de la roue d'aluminium A*l* (fig. 40), qui a 105 millimètres de diamètre, $0^{mm},6$ d'épaisseur et qui pèse $5^{gr},1$; la roue porte 36, dents dont les pointes sont distantes de 10°; la roue, l'axe et le cylindre pèsent $6^{gr},3$.

Sous la roue, on apporte la coulisse d'ébonite qui porte les lames de platine s et s_1 et qui est fixée au moyen des pinces v et v_1. On voit dans la figure comment les lames s et s_1 peuvent être déplacées par des vis pour être amenées tout près des dents de la roue d'aluminium. Quand

l'appareil est monté, on vérifie si les étincelles jaillissent et sont marquées distinctement sur le cylindre. J'ai employé avec succès, dit Engelmann, un petit appareil inducteur de Ruhmkorff avec un seul élément de Grove de moyenne grandeur, ou un petit appareil à chariot dont les bobines se recouvraient avec deux éléments de Grove ; les étincelles ont jailli à 1 ou 2 millimètres.

On prépare la membrane qui doit servir à l'expérience ; on se sert seulement de la muqueuse du palais et de l'œsophage de la *Rana esculenta* ou *temporaria*. La membrane est tendue faiblement au moyen d'épingles ou au moyen des électrodes sur la bande de liège de la plaque C, et si cela est nécessaire, elle est débarrassée, à l'aide d'un pinceau plongé dans du sérum ou dans une solution physiologique de sel marin, du sang et du mucus qui la recouvre. Si l'on a reconnu un courant distinct sur la surface de la membrane, on fixe la plaque C au moyen de la pince K et on place le cylindre avec l'aiguille ou la roue dans le support de l'axe. Le cylindre ne doit pas d'abord toucher la membrane ; celle-ci est élevée peu à peu à l'aide de la vis *b* jusqu'à ce qu'elle s'applique contre le cylindre, alors l'aiguille ou la roue commence à tourner ; jamais la membrane ne doit être fortement pressée contre le cylindre.

Tout d'abord, le mouvement est rapide et uniforme, mais au bout de quelques minutes il devient plus lent et irrégulier, cela tient à une accumulation de mucus contre le cylindre ; sur le côté tourné vers le cardia, on reconnaît bientôt des traînées de mucus qui fixent le cylindre ; les détruit-on avec un pinceau ou en soufflant sur la roue ou sur l'aiguille, le mouvement devient aussitôt rapide et uniforme, mais bientôt il s'arrête de nouveau. On ne peut pas penser dans ces conditions à des expériences de mesure exacte. Engelmann s'est

efforcé d'arrêter ou de rendre moins nuisible la sécrétion du mucus, mais il n'a pas complètement réussi ; le lavage répété avec les solutions de sel de 0,25 à 1,5 pour 100 ou avec de l'eau augmenta habituellement la sécrétion, ou servit seulement pour quelques minutes. Le maintien pendant plusieurs heures de la membrane dans un bocal spacieux rempli d'une solution de sel de 0,25 à 1 pour 100 donna de meilleurs résultats. Mais il vaut mieux ne pas s'arrêter longtemps à de pareilles recherches; le meilleur moyen consiste à changer de membrane.

III. — Action des gaz.

Contrairement à l'opinion de Cl. Bernard, les gaz exercent une action très manifeste sur le mouvement ciliaire; cette action est différente suivant les différents gaz. Les uns accélèrent considérablement le mouvement, les autres l'affaiblissent et enfin l'arrêtent.

D'après Cl. Bernard, si on place une membrane ciliée dans le vide, dans l'oxygène, dans l'azote, et enfin dans beaucoup d'autres gaz, les mouvements des cils continuent absolument comme dans l'air.

Kühne, le premier qui ait étudié l'action des gaz sur les mouvements vibratiles a constaté que ces mouvements s'accélèrent dans l'oxygène pur pendant un certain temps, et s'arrêtent sous l'influence de l'acide carbonique.

Pour étudier l'action des gaz sur les mouvements ciliaires on emploie la chambre à gaz ordinaire, ou celle de Kühne, qui, malgré sa complication, donne de très bons résultats.

La chambre à gaz est trop connue pour qu'il soit utile

de la décrire. Je me borne seulement à indiquer le moyen de s'en servir pour étudier l'action des gaz sur le mouvement ciliaire. On commence par faire une préparation des cellules vibratiles vivantes, dissociées dans l'eau salée à 6 pour 1000, qu'on lute très soigneusement avec la paraffine, puis on fait communiquer l'une des extrémités de la chambre munie d'un tube de caoutchouc avec un appareil générateur de gaz, et alors on observe au microscope au moment du passage du gaz à travers la chambre pour constater les effets des différents gaz sur le mouvement ciliaire.

Pour bien étudier l'action des différents gaz sur le mouvement vibratile, il faut les passer en revue l'un après l'autre.

Oxygène. — L'oxygène est indispensable à la vie des cellules vibratiles, comme pour tous les autres éléments organiques.

L'oxygène accélère considérablement les mouvements vibratiles ; si on fait par exemple passer un courant d'oxygène sur des cellules épuisées et qui vont s'arrêter, elles reprennent leur activité primitive.

Une curieuse expérience de Kühne montre bien la nécessité de l'oxygène pour la continuation de la vie des cellules vibratiles. Kühne dissociait des cellules vibratiles de l'œsophage de la grenouille, dans du sang défibriné et très oxygéné, puis il examinait au microspectroscope cette préparation, et alors il constatait le mouvement tant que l'hémoglobine n'était pas complètement réduite.

Engelmann en étudiant l'action de l'oxygène comprimé sur les mouvements ciliaires, a constaté que sous une pression très élevée (au-dessus de 8 atmosphères d'oxygène), le mouvement se ralentit ; dans certains cas, il a obtenu l'arrêt complet.

D'après Tarchanoff, les mouvements vibratiles de la grenouille, ne cessent pas sous la pression de 10 atmosphères d'air ou de 3 à 6 atmosphères d'oxygène pur, mais ils s'arrêtent sous la pression de 8 à 10 atmosphères d'oxygène.

D'après Engelmann, l'ozone ou l'oxygène actif agit sur les mouvements ciliaires comme un violent poison ; il les arrête instantanément.

Acide carbonique. — L'acide carbonique agit en sens contraire de l'oxygène : il arrête presque immédiatement les mouvements vibratiles ; mais son action est loin d'être la même chez tous les animaux. En général les animaux aquatiques sont plus sensibles à l'action de cet acide que les animaux à respiration aérienne.

La quantité d'acide carbonique nécessaire pour arrêter le mouvement vibratile chez les premiers est presque la sixième de celle qui est nécessaire pour l'arrêter chez les seconds.

Le tableau suivant montre la différence de quantité d'acide et de temps nécessaire pour arrêter les mouvements ciliaires chez trois différents animaux.

Lapin

Composition du mélange.				
Co^2	Air	Début	Arrêt	Reprise
50	50	9h	9h 32″	9h 4′ 35″
40	60	9h 30′	9h 30′ 38″	9h 33′ 55″
30	70	9h 53′	9h 53′ 44″	9h 56′ 15″
25	75	10h 15′	pas d'arrêt, et les mouvements continuent avec une intensité presque normale.	
20	80	10h 30′		

Grenouille

COMPOSITION DU MÉLANGE.				
CO_2	Air	Début	Arrêt	Reprise
50	50	10h 45′	10h 45′ 20″	10h 48′ 10″
40	60	10h 58′	10h 58′ 23″	11h 18″
30	70	11h 12′	11h 12′ 28″	11h 14′ 13″
25	75	11h 30′	11h 30′ 34″	11h 33′ 12″
20	80	11h 40′	pas d'arrêt	
18	92	11h 55′	pas d'arrêt	

Moule

50	50	2h 33′	2h 33′ 10″	2h 37′
40	60	2h 48′	2h 48′ 13″	2h 51′ 33″
30	70	3h 08′	3h 08′ 17″	3h 11′ 10″
20	80	3h 20′	3h 20′ 25″	3h 22′ 15″
10	90	3h 35′	3h 35′ 32″	3h 37″
5	95	3h 50′	3h 50′ 40″	3h 51′ 30″
4	96	pas d'arrêt.		

D'après les chiffres inscrits dans ce tableau, on voit bien que la quantité d'acide carbonique ainsi que le temps nécessaire pour arrêter les mouvements ciliaires ne sont pas les mêmes chez ces trois espèces d'animaux.

Voilà maintenant comment je suis arrivé à déterminer ces résultats; je faisais le mélange de l'acide carbonique et de l'air dans les proportions indiquées dans le tableau dans des petits ballons en caoutchouc que j'agitais vivement pour bien mélanger l'acide avec l'air et obtenir autant que possible des mélanges homogènes. Les ballons communiquaient par un tube de caoutchouc avec la chambre à gaz placée sous le microscope et qui contenait un petit fragment de la membrane vibratile; en même temps que je comprimais le ballon pour faire passer le mélange dans la chambre, j'observais au mi-

croscope et je marquais le moment du passage du mélange et le moment d'arrêt du mouvement puis sa reprise, et je suis arrivé ainsi à obtenir les chiffres mentionnés dans le tableau.

Une autre expérience d'ensemble n'a fait que confirmer tout ce que nous venons de dire; trois portions des membranes vibratiles, du lapin, de la grenouille et de la moule furent examinées en même temps dans la même chambre à gaz, au moment du passage d'un mélange de 25 d'acide carbonique et 75 d'air; les cils de la moule s'arrêtaient les premiers, ceux de la grenouille après, tandis que ceux du lapin continuaient à se mouvoir avec une grande intensité.

Les autres gaz comme l'hydrogène, l'azote, l'oxyde de carbone, arrêtent le mouvement ciliaire, seulement il faut que leur action continue pendant un certain temps, qui est 10 minutes pour l'azote, 8 pour l'oxyde de carbone et 15 pour l'hydrogène.

Quant au chlore, au gaz acide sulfureux et à l'hydrogène sulfuré, ils arrêtent instantanément le mouvement, en détruisant complètement les cellules.

Les solutions alcalines faibles de potasse, de soude, d'ammoniaque, etc., augmentent l'intensité du mouvement ciliaire. Virchow, qui, le premier, étudia l'action de ces agents sur le mouvement vibratile, fait remarquer que ces solutions n'accélèrent pas seulement le mouvement des cils, mais raniment des cellules qui avaient perdu leur mouvement.

Les solutions même très faibles des acides arrêtent le mouvement, et détruisent complètement les cellules.

Les solutions faibles des sels neutres, comme le sel marin et le sulfate de magnésie, le sulfate de soude, favorisent le mouvement vibratile et le conservent très longtemps.

Les anesthésiques, chloroforme, éther, le nitrate d'amyle, bromure et iodure d'éthyle, etc., affaiblissent d'abord le mouvement, puis ils l'arrêtent; mais si leur action se prolonge pendant un certain temps, le mouvement s'arrête pour ne plus reparaître. En général, le mouvement, sous l'action de ces agents, s'arrête après dix minutes; si, après ce temps, on fait cesser leur action, le mouvement reparaît; cet arrêt, qui n'est que passager, devient définitif si leur action se prolonge au delà de quinze minutes.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Des détails et des discussions dans lesquels nous sommes entrés au cours de ce travail, résultent les faits suivants:

Les cils se continuent directement avec le protoplasma, surtout avec ces filaments granuleux qui occupent sa couche externe, et qui ne sont autre chose que les prolongements intracellulaires des cils.

Le mouvement ciliaire persiste très longtemps après la mort; mais en général il persiste beaucoup plus chez les animaux inférieurs que chez les animaux supérieurs, chez les animaux morts subitement que chez d'autres morts à la suite des maladies.

Les cils vibratiles peuvent accomplir un travail mécanique très considérable.

L'intensité du mouvement ciliaire a augmenté avec l'élévation de la température. Ce mouvement s'arrête à 45 degrés centigrades, limite supérieure; entre 6 et 8 degrés au-dessous de zéro, limite inférieure.

L'électricité augmente aussi la vitesse du mouvement ciliaire ; cet agent physique n'arrête que très difficilement le mouvement. L'oxygène accélère considérablement le mouvement ciliaire. L'acide carbonique, l'hydrogène, l'azote, etc., l'arrêtent.

Le chloroforme, l'éther, le bromure d'éthyle, etc., arrêtent le mouvement ciliaire, qui reparaît si l'action de ces agents ne dure pas plus de dix minutes.

Les solutions alcalines et salines très faibles raniment le mouvement ciliaire et le conservent très longtemps après la mort.

Vu, bon à imprimer :
Le Président de la thèse,
VULPIAN.

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

QUESTIONS

Anatomie. — Articulation de l'épaule.

Physiologie. — Usage de l'iris; usages des muscles de l'orbite.

Physique. — Émission et absorption de la chaleur rayonnante ; absorption de la chaleur par les milieux de l'œil.

Histoire naturelle. — Caractères généraux des insectes; leur classification. De l'abeille et de ses produits. Des cantharides et autres insectes vésicants. Des cynips et autres galles du chêne; des cochenilles et des laques; des poux, des puces, des punaises, et d'autres insectes nuisibles à l'homme.

Pathologie externe. — Des principales causes de la mortalité dans les amputations.

Pathologie interne. — De l'intoxication saturnine.

Pathologie générale. — De l'ataxie et de l'adynamie.

Anatomie pathologique. — De l'atrophie sénile des organes.

Médecine opératoire. — De l'amputation de la cuisse.

Pharmacologie. — Quels sont les principes que les corps gras enlèvent aux plantes? Comment prépare-t-on les huiles médicinales? Falsifications des huiles et moyens de les constater.

Thérapeutique. — Du massage.

Médecine légale. — Quelle est la valeur comparée des caractères chimiques et de l'examen microscopique, pour déterminer la nature des taches formées par des matières organiques et des liquides de l'économie animale trouvés sur le linge.

Hygiène. — De l'habitation.

Accouchements. — De l'éclampsie puerpérale.

Vu, bon à imprimer :

Le Président de la thèse,

VULPIAN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

BIBLIOGRAPHIE

Antonius de Heide. Anatomie mytili, p. 11-45-48, 1683.

Antony van Leuvenhœk. Sevende vervolg der Brievenenz. Delft. H. van Krooneveld, 4, 113. Brief, p. 65, 1702.

Purkinje et *Valentin.* De phanomeno generali et fondamentali motus vibratorii continii, etc. Comment. phys. Vratislaviæ, 4, 1835. Enthalt auf S. 5-34. Ein referirendes, sehr vollstandiges Verzeichniss der Literatur bis, 1835.

Sharpey (*W.*), *Cilia* in *Tedd,* Cyclopœdia, of anat. and physiol. L. p. 606-638, 1835. 36 L. a. London and Édinburgh. new philosoph. Journ., p. 1-16, 1835.

Dujardin. Annales des sciences naturelles, 1835.

— Histoire des infusoires (suite à Buffon), 1841.

Harting. Recherches microscopiques sur le développement des organes du corps humain, 1845.

Valentin. Article Flimmerbewegungen dans Handwörterbuch der physiol., 1850.

Gosselin. La durée des mouvements des cils vibratiles chez un supplicié (Gaz. méd.), 1851.

Beimer. Die Richtung und Wirkung der Flimmerbewegung. Verhandl. d. physiol. med. Gesell. *In* Wurtzburg, 1851.

Rheimer. Die Aurbeit des Épithelium *in* Kehlkopf Verhandl. der physiol. med. Gesell. *In* Wurtzburg, 1852.

Virchow. Ueber die Erregbarkeit der Flimmerzellen. Arch. für pathol. Anato. und Physiol., 1854.

Kolliker (*A.*). Physiologische Studien ueber die Samenflüssigkeit, Ztschr. f. wissensch. Zool., 1855.
Buch. Archives de Muller, 1855.
Becker. Wiener med. Wochenschr., XII, 1856.
Robin. Mémoire sur quelques points de l'anatomie et de la physiologie de la muqueuse et de l'épithélium utérin pendant la grossesse (Journal de physiol. de Brown-Sequard, 1855).
Milne-Edwards. Leçons sur la physiol. et l'anatomie comparées, t. II, p. 265. Notes, 1857.
Calliburcès. Compt. rend. Acad. des sciences, 1858.
Oré. Nouv. Dictionnaire de méd. et de chirur. pratiques, t. V, 1860.
Bizzorero. Études comparatives des spermatozoïdes et des cils vibratiles. Journal de Robin, 1865.
Stuart (*A.*). Beschreibt jedoch von den Wimpern des Cirrhenvelums von opistobranchien eine Querstreifung, die er mit den Muskeln vergleicht. Ztschr. f. wissensch. Zool., 1865.
Bernard (*Cl.*). Leçons sur les propriétés des tissus vivants, Paris, 1866.
Demoulin. De quelques productions hétérotopiques des muqueuses à épithélium prismatique cilié, Paris, 1866.
Kuhne (*W.*) Ueber den Einfluss der Gase auf die Flimmerbewegung. Arch. für mikr. Anato., t. II, 1866.
Eberth. Marchi, structure des cellules vibratiles. Arch. für mikr. Anato., t. II, 1866.
Stuart (*A.*) Ueber die Flimmerbewegung Zeit. für rat. Medicin., t. XXIX, 1867.
Kolliker (*A.*). Handb. der Gewebelehre, 5. Auf. S. 467, u. 525, 1867.
Engelmann. Ueber die Flimmerbewegung. Centralblatt, 1867.
Cabadé. Essai sur la physiol. des épith., 1867.
Robin. Traité d'histologie comparée, p. 191, Paris, 1866.
Roth. Ueber einige Beziehungen der Flimmerepithel., etc. Arch. von Schultze, 1867.
Michael Forster. Mouvements involontaires chez les animaux. Revue des cours scientifiques, p. 65, Paris, 1868.
Onimus et *Legros.* Mémoires de la Société de biologie, 1868.

Engelmann (*W.*). Ueber die Flimmerbewegung, 1868. *Idem*. Ueber den Einfluss der Electricitat auf die Flimmerbewegung. Centralblatt, 1868).

Krause (*C.*). Und namentlich. Valentin geben für die normal. Frequenz viel geringere Werthe an (2-3 *in* der Sek. Valentin (das diese zu niedrig sind habe ich gezeigt in der Jenaischen Ztschr. IV, S. 341, 1868.

Kistiakowsky. Ueber die Wirkung des constanten und Induktionsstromes, n. s. W. Sitzgsber. d. Wiener Acad. L. S. 263, 1865. Th. W.

Hermann. Élément de physiol. traduit par Roye, p. 27, 1869.

Engelmann. Jenaische Ztschr. IV, S. 386, 1868.

Ranvier. Art. Épithélium, *in* nouveau dict. de méd. et chirur. prat., t. XIII, 1870.

Verson (*E.*). Kehlkopf und Trachea, *in* Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, p. 456, 1870.

Haeckel. Nature amiboïde du mouvement des cils vibratiles, *in* Arch. de zool. de H. Lacaze-Duthiers, 1872.

Mierzejewsky. Die Ventrikel d. Gehirns, d. med., Wiss. 28, 1872.

Churchil. Des applications de l'histologie à l'obstétrique, p. 167, Paris, 1872.

Calliburcès. Action de la température sur les organes contractiles, Paris, 1872.

Farabeuf. Thèse d'agrégation, 1872.

Wymann (*J.*). Experiment with vibrating cilia. Monthly micros. Journ., 1872.

Leydig. Handbuch d. syst. Anato., vol. 3, 1871.

Longet. Traité de physiol., 1872.

La Valette de Saint-George. Ueber die Genese der Samenkorper. Arch. Max Schultze, 1874.

Claus (*C.*). Das Gehororgan der Heteropoden, *in* Arch. für mikros. Anat., 1875.

Posner (*Carl.*). Histologie und Morphologie der Lamellibranchiaten. Arch. Max Schultze, 1875.

Milne Edwards. Éléments d'histoire naturelle, p. 107, texte et notes, 1875.

Ranvier. Technique d'histologie, Paris, 1875.

Engelmann (*W.*). Contraktilitat und Doppelbrechung. Arch. f. ges. Physiol., XI, S. 452, F. 1875.

Ludwig Edingr. Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Arch. Max Schultze, 1876.

Bowditch. The force of ciliary motion. Boston, Medical Journ., 1876.

Neumann (*E.*). Flimmerepithel, *in* Œsophagus menschlicher Embryonen. Arch. f. microscop. Anato., XII, S. 570, 1876.

Frey. Traité d'histologie et d'histochimie traduit par Spillmann, Paris, 1877.

Engelmann (*W.*). Flimmeruhr und Flimmermühle. Zwei Apparate zum registriren der Flimmerbew. Arch. f. ges. Physiol., XV. 1877.

Haeckel. Histoire de l'évolution humaine, traduite par Ch. Letourneau, p. 117, Paris, 1877.

Duval (*M.*). Manuel du microscope, p. 251, 289, Paris, 1877.

Witowski. Structure et fonction du corps humain, 1877.

Eimer. Structure du noyau et les cellules vibratiles. Archiv. Max Schultze, 1877.

Kuhne. Untersuchungen über das hautige, Labyrinth der Knochenfische. Arch. d. Max· Schult., 1877.

Posner (*Carl.*). Histologische Studien ueber die Kiemen der acephalen Mollusken. Arch. Max Schultze, 1877.

Cadiat. De l'action de l'électricité comparativement sur les muscles et les éléments doués de mouvements, cils vibratiles, style des infusoires, etc. Société de biologie, 1878.

Claus. Traité de zoologie, traduit par Moquin-Tandon, Paris, 1878.

Rosenthal. Les mouvements de la bibliothèque scientifique internationale, p. 11, Paris, 1878.

Duval (*M.*). Technique microscopique et histologique, Paris, 1878.

Playfair. Traité d'accouchement, traduit par Verneuil, p. 89, Paris, 1879.

Hæckel. Règne des protistes, traduit par Jules Soury, p. 31, Paris, 1879.

Kolliker. Éléments d'histologie, traduit par Béclard et Sée, Paris, 1877.

Rouget (Ch.). Leçons de physiologie générale au Muséum, 1880.

Engelmann. Protoplasma und Flimmerbewegung, dans : Handbuch der Physiol., t. I, 1879.

Otto Drasch. Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea (Sitzungsber. der kais, Acad. der Wiss. zu Wien, LXXX, 3-5), Heft, 1879.

Ranvier. Cours d'anatomie générale au Collége de France, Paris, 1880.

Duval (M.). Progrès médical, mars 1880.

Chatin. Note sur l'embryon cilié de la Bitharzia hæmatobia, *in* Acad. des sciences, 1880.

Richet (Ch.). Mouvement cellulaire, *in* Revue scientifique, novembre, 1880.

Goll. Observations sur les éléments incolores du sang de la grenouille, *in* Arch. für Physiol., p. 375 à 392, 1880.

Nagy (E.). Ueber die Epithelzellen des Magens. Arch. de Max Schultze, 1880.

Henle. Anatomie générale, traduite par Jourdan, t. I, p. 363.

Leydig. Traité d'histologie de l'homme et des animaux, traduit par R. Lahillonne.

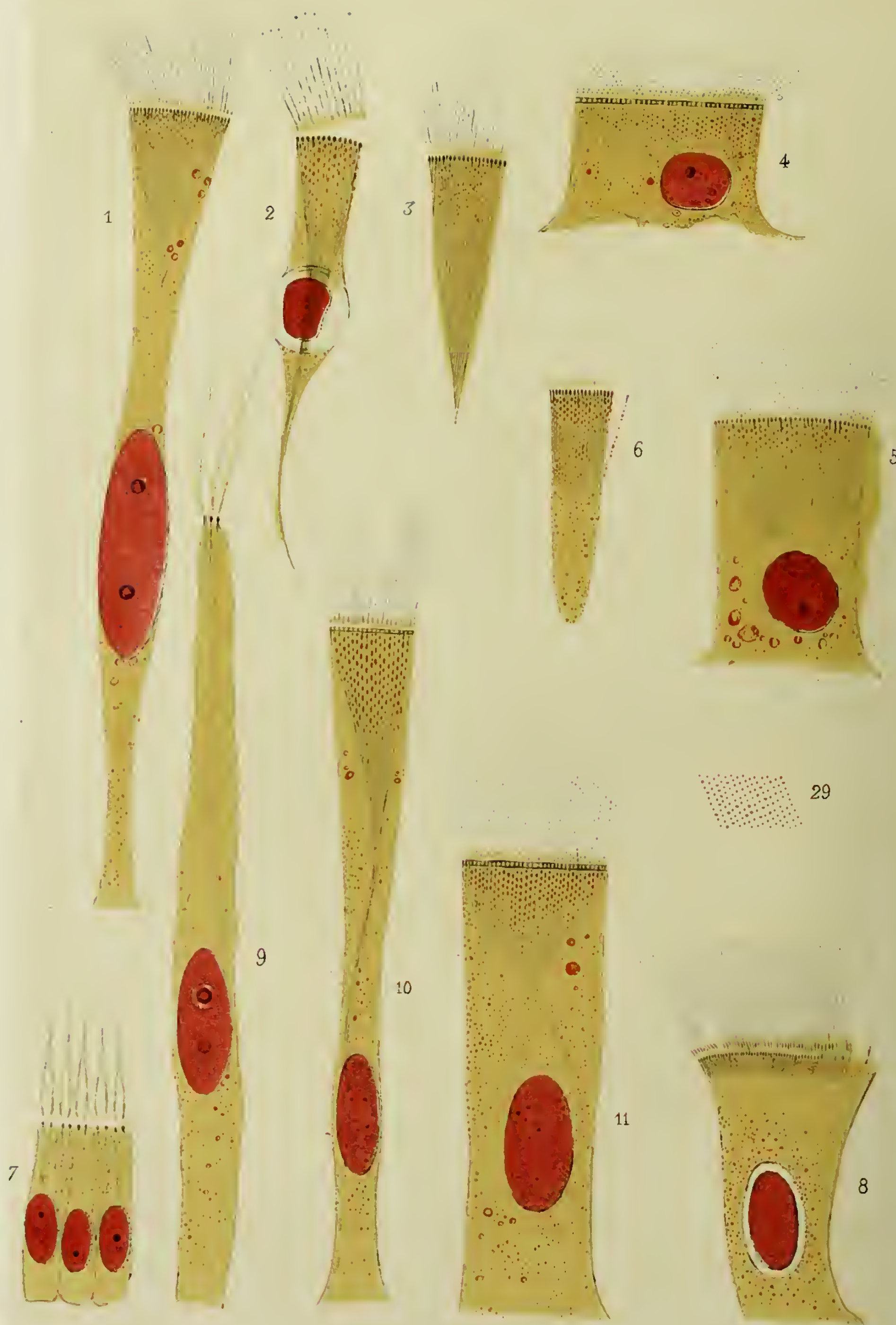
Beaunis. Traité de physiol., p. 388, Paris, 1880.

Williams. Organs of respiration. Todd's Encyclopœdia of anato. and physiol. supplem., t. I, p. 259.

Engelmann. Structure des cellules vibratiles. Arc. f. d. ges. Physiolo., 1880.

Nikolsky. Ueber das Flimmerendothel beim Frosch. (Centr. f. d. med. Wissensch., n. 35, 1880.)

PL. 1.



Imp. Becquet, Paris.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

1. Cellule de l'intestin du *Cyclas cornea.*
2. Cellule vibratile de l'intestin de l'anodonte, traitée par le bichromate de potasse à 4 pour 100.
3. Cellule de l'intestin de l'anodonte, préparée par la dissociation de l'objet frais dans l'eau salée à 10 pour 100.
4. Cellule des branchies de l'anodonte vue par la surface large, isolée par l'acide borique concentré.
5. Cellules à cils vibratils larges, isolées par l'acide borique concentré.
6. Cellule de l'intestin de l'anodonte traité par l'alcool au tiers pendant vingt-quatre heures. A droite on voit un cil avec son prolongement séparé des autres.
7. Groupes de cinq cellules de l'extrémité des branchies de *Cyclas cornea* vues du côté étroit des cellules.
8. Cellules vibratiles de la cavité nasale de *Rana temporaria* après vingt-quatre heures d'immersion dans le liquide de Müller.
9. Cellule vibratile de l'intestin du *Cyclas cornea*, contenant du mucus, traitée par l'acide osmique 1 pour 100.
10. Cellule de l'intestin de l'anodonte, isolée par l'acide salicylique concentré.
11. Cellule vibratile des branchies de l'anodonte (Engelmann).
29. Plateau des cellules carrées vue par la surface basilaire.

PLA II

12. Cellule du cochon d'Inde.

12 *bis*. Cellules vibratiles de branchies de l'anodonte (Eimer).

13 et 14. Cellules vibratiles de la muqueuse du palais de salamandre d'après Eimer.

15. Cellule à un seul cil de l'oreille du pétromyzon.

16 et 17. Cellule ronde de la sangsue (Leydig).

18 et 19. Cellules de la moule d'après M. Rouget.

20. Vorticelle.

21. Coupe verticale de la membrane vibratile de l'œsophage de grenouille.

22. Cellules vibratiles du fœtus.

23 et 24. Cellules du veau et du bœuf.

25. Cellules du mouton.

26. Cellule du chien.

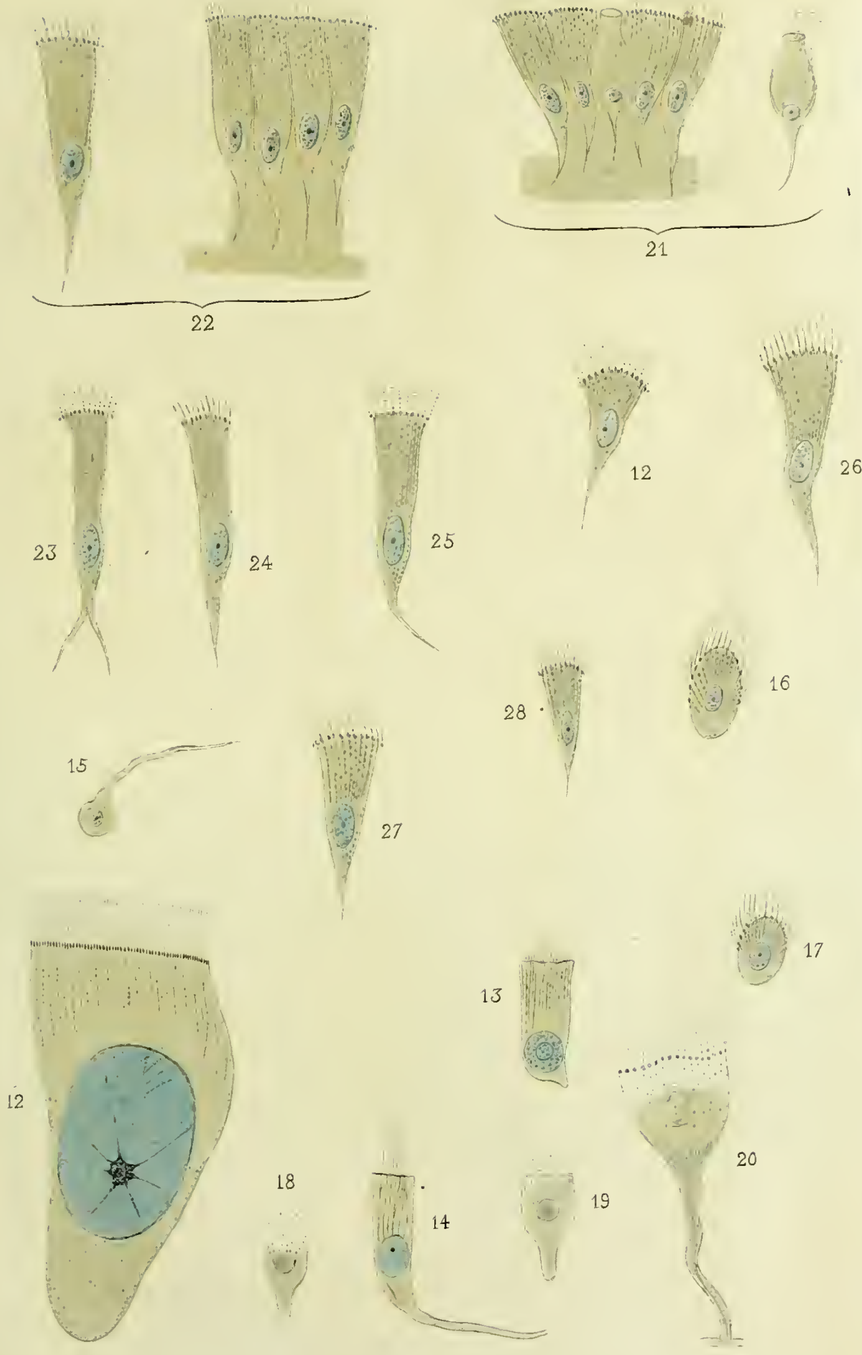
27. Cellule du lapin.

28. Cellule du coq.

FIN

PARIS. — IMPRIMERIE ÉMILE MARTINET, RUE MIGNON, 2.

PL. 2.



Imp. Becquet, Paris.

